

SÉRIE A, N° 2753.
N° D'ORDRE : 3626.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert SELLIER

Première thèse : RECHERCHES SUR LA MORPHOGENÈSE
ET LE POLYMORPHISME ALAIRES CHEZ LES ORTHOPTÈRES
GRYLLIDES

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 25 avril 1955 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ..... *Président.*

Mlle COUSIN..... } *Examineurs.*
M. MAY..... }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1955

SÉRIE A, N° 2753.
N° D'ORDRE : 3626.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert SELLIER

Première thèse : RECHERCHES SUR LA MORPHOGENÈSE
ET LE POLYMORPHISME ALAIRES CHEZ LES ORTHOPTÈRES
GRYLLIDES

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 25 avril 1955 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ..... *Président.*

M^{lle} COUSIN..... } *Examineurs.*
M. MAY..... }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1955

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen. J. PÉRES.

PROFESSEURS

MM.		MM.			
G. JULIA	T	ANALYSE supérieure et Algèbre supérieure.	FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY	T	Théorie des Fonctions.	DANJON	T	Astronomie.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	FROMAGEOT	T	Chimie biologique.
E. DARMOIS	T	Enseignement de Physique.	LAPORTE	T	Physique générale et Radioactivité.
R. LÉVY	T	Physiologie comparée.	JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	PETIT	T	Biologie maritime.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.	QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	GALLIEN	T	Embryologie
JOB	T	Chimie générale.	EICHHORN	T	Biologie végétale (P. C. B.).
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	DE CUGNAC		Biologie végétale (P. C. B.).
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.
PÉRES	T	Mécanique des fluides et applications.	THELLIER	T	Physique du Globe.
LAUGIER	T	Physiologie générale.	AUDUBERT	T	Électrochimie.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	L'HÉRITIER	T	Génétique.
VALIRON	T	Calcul différentiel et intégral.	GRIVET	T	Radio-Électricité.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	PONCIN	T	Mécanique des fluides.
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	THIRY	T	Mécanique appliquée.
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.
M ^{me} JOLIOU-CURIE	T	Physique nucléaire et Radioactivité.	QUELET	T	Chimie organique.
PLANTEFOL	T	Botanique.	CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CABANNES	T	Recherches physiques.	CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.	CUVILLIER	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	JUNG	T	Pétrographie.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	TRILLAT	T	Chimie physique.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	WIEMANN	T	Chimie (M. P. C.).
WYART	T	Minéralogie.	JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste.
TEISSIER	T	Zoologie.	VASSY		Physique de l'atmosphère.
MANGENOT	T	Biologie végétale.	DESTOUCHES		Théories physiques.
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	M. PRUVOST	T	Géologie.
MONNIER	T	Physiologie des fonctions.	AMIEL	T	Chimie (P. C. B.).
PIVETEAU	T	Géologie.	HOCART	T	Minéralogie.
ROCARD	T	Physique (É. N. S.).	J.-P. MATHIEU	T	Physique (P. C. B.).
H. CARTAN	T	Mathématiques (É. N. S.).	COUTEAUX		Biologie animale (P. C. B.).
LAFFITE	T	Chimie générale.	MAY		Biologie animale (P. C. B.).
FAVARD	T	Mécanique générale.	CHOQUET	T	Calcul différentiel et intégral.
COULOMB	T	Physique du Globe.	FELDMANN		Biologie (P. C. B.).
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (P. C. B.).	GUINIER	T	Physique (P. C. B.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	JOST	T	Biologie (P. C. B.).
P. DRACH	T	Zoologie.	FORTER		Calcul des probabilités.
KASTLER	T	Physique.	SCHWARTZ	T	Méthode mathématique de la Physique.
EPHRUSSI	T	Génétique.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.	MALAVARD	T	Aviation.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.).	BRELOT	T	Calcul différentiel.
GAUTHERET	T	Biologie végétale.	NORMANT	T	Chimie (P. C. B.).
LUCAS	T	Physique.	BÉNARD		Chimie (P. C. B.).
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	BUVAT		Botanique (É. N. S.).
ARNULF		Optique appliquée.	DUGÉ		Statistique mathématiques.
MAX MORAND	T	Physique.	GÉLOSO		Chimie (P. C. B.).
SOLEILLET	T	Physique.	SOULAIRAC		Psychophysiologie.
			ULRICH		Physiologie végétale.
			MARÉCHAL		Optique théorique et appliquée.
			KIRMANN	T	Théories chimiques.

Secrétaire général.

Ch. MONIER.



AVANT-PROPOS

Avant d'aborder l'exposé des recherches qui font l'objet de ce mémoire, il m'est agréable d'exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont bien voulu me conseiller et m'aider dans la réalisation de ma tâche.

C'est à M. le professeur R. POISSON, de la Faculté des Sciences de Rennes, qui fut mon maître en Zoologie, que je dois mon premier poste dans l'enseignement supérieur et c'est dans son laboratoire que ce travail fut commencé. Je tiens à lui exprimer aujourd'hui toute ma respectueuse gratitude.

Je ne saurais dire combien je dois à M. le professeur P. PESSON, qui, après m'avoir appelé comme chef de travaux dans son laboratoire de l'Institut national agronomique, m'a permis, avec une constante bienveillance, de poursuivre et de mener à bien mes recherches, en mettant à ma disposition toutes les ressources matérielles désirables et en ne cessant de me prodiguer ses encouragements. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de mon affectueuse reconnaissance et de mon entier dévouement.

J'apprécie vivement l'honneur que m'a fait M. le professeur P.-P. GRASSÉ, membre de l'Institut, qui a bien voulu s'intéresser à mon travail, en m'accordant à plusieurs reprises des entretiens pleins d'enseignement, et qui a accepté de publier ce mémoire dans la série des *Annales des Sciences naturelles* ; qu'il me soit permis de lui adresser mes très respectueux remerciements.

M. le professeur CHOPARD, du Muséum national d'Histoire naturelle, m'a toujours prodigué avec une amabilité sans réserve ses précieux conseils. C'est d'ailleurs, pour une bonne part, la lecture de ses beaux travaux sur les Orthoptères qui m'a incité à entreprendre l'étude des Insectes de cet ordre. Que M. le professeur CHOPARD veuille bien agréer l'expression de ma très respectueuse reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à M^{lle} COUSIN, professeur à la Sorbonne, qui a bien voulu s'intéresser à mon travail en me faisant bénéficier de ses vastes connaissances relatives aux Gryllides.

J'adresse également mes plus sincères remerciements à tous mes amis et collègues qui, à maintes reprises, m'ont procuré des Insectes vivants pour alimenter mes élevages et tout spécialement à M. le professeur BODENHEIMER et à ses collaborateurs, Miss E. GOLDSCHMIDT et M. MOSHE STERLICH, de l'Université de Jérusalem, ainsi qu'à MM. BARBOTIN, BILIOTTI, RAZET, DE VICHET.

Que tous mes collègues de la Faculté des Sciences de Rennes et de l'Institut national agronomique qui m'ont aidé de leurs conseils ou de leurs suggestions veuillent bien trouver ici l'expression de mes remerciements amicaux.

Je ne saurais trop remercier aussi tout le personnel technique du Laboratoire de Zoologie de l'Institut national agronomique pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée en assurant l'entretien, parfois pénible, de nombreux élevages.

J'exprime enfin ma gratitude au *Centre national de la Recherche scientifique*, qui, au début de mes recherches, me fit bénéficier d'une subvention pour achat de matériel, et à l'*Institut national de la Recherche agronomique*, qui subventionne le laboratoire dans lequel la plus grande partie de mes observations a été effectuée.

*Laboratoire de Zoologie de l'Institut
national agronomique, Paris.
Octobre 1954.*

RECHERCHES SUR LA MORPHOGENÈSE ET LE POLYMORPHISME ALAIRES CHEZ LES ORTHOPTÈRES GRYLLIDES

Par Robert SELLIER

SOMMAIRE

INTRODUCTION, p. 597.

Chapitre I. — Conditions d'élevage. Développement des espèces étudiées, p. 599. —
I. Conditions d'élevage, p. 599. — II. Développement des espèces étudiées, p. 600:
A. Subfam. *Gryllidæ*, p. 600 ; B. Subfam. *Nemobiinæ*, p. 605.

Chapitre II. — Étude expérimentale du retournement des ptérothèques, p. 608. —
I. Étude descriptive, p. 609 : 1. Premier retournement, p. 609 ; 2. Second retournement, p. 610. — II. Étude expérimentale, p. 611 : 1. Généralités, p. 611 ; A. Une action des muscles, p. 611 ; B. Une action des pleures, p. 611 ; C. Un mécanisme propre à l'aile elle-même, p. 612 ; 2. Expériences personnelles, p. 612 ; A. Techniques et opérations réalisées, p. 612 ; B. Évolution des greffons, p. 613 ; C. Analyse des résultats, p. 614. — III. Étude histologique, p. 614. — IV. Aspect physiologique du problème, p. 616 : 1. Transplantations d'ébauches alaires sur une même espèce, p. 616 ; A. Greffons et porte-greffes sont du même âge, p. 616 ; *a.* cas normal, p. 616 ; *b.* cas anormaux, p. 616 ; B. Greffons et porte-greffes sont d'âges différents, p. 617 ; *a.* le greffon est plus jeune que le porte-greffe, p. 617 ; *b.* le greffon est plus âgé que le porte-greffe, p. 617 ; 2. Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires, p. 618 ; A. Greffons et porte-greffes sont du même âge, p. 618 ; B. Greffons et porte-greffes sont d'âge différents, p. 619 ; 3. Analyse des résultats, p. 619.

Chapitre III. — Le dimorphisme sexuel des élytres, p. 621. — Introduction, p. 621. —
I. Rappel des connaissances sur le dimorphisme sexuel des élytres, p. 621 : 1. Dimorphisme dans la nervation, p. 621 ; 2. Dimorphisme dans la longueur, p. 623. —
II. Recherches sur la morphogenèse de la nervation élytrale. Différenciation du dimorphisme sexuel, p. 624 : 1. Généralités, p. 624 ; 2. Techniques d'étude des trachées, p. 625 ; 3. Différenciation des nervures d'après l'étude des trachées, p. 626 ; A. Examen des élytres imaginaux, p. 626 ; B. Étude des stades larvaires, p. 627 ; 4. Discussion des résultats obtenus et conclusions, p. 632 ; 5. Appendice, p. 635. — III. Essai expérimental sur le déterminisme du dimorphisme sexuel des élytres, p. 635 : 1. Généralités, p. 635 ; A. Travaux relatifs à l'action des gonades, p. 635 ; B. Travaux relatifs à l'action possible du métabolisme général sur les caractères sexuels secondaires, p. 636 ; 2. Recherches personnelles, p. 636 ; A. But, p. 636 ; B. Techniques, p. 637 ; C. Cas de la nervation seule, p. 638 ; *a.* transplantations d'ébauches entre sexes d'une même espèce, p. 638 ; *α.* expériences réalisées après la différenciation du dimorphisme, p. 638 ; *β.* expériences réalisées avant la différenciation du dimorphisme, p. 639 ; *b.* transplantations d'ébauches entre sexes d'une même espèce suivie de l'ablation d'une partie du greffon et de sa régénération, p. 641 ; *c.* transplantations d'ébauches entre sexes appartenant à deux espèces distinctes, p. 643 ; *d.* conclusions

relatives à l'étude du dimorphisme sexuel de la nervation, p. 643 ; D. Cas de la différence de croissance des élytres entre les deux sexes, p. 645 ; *a.* généralités, recherches antérieures, p. 645 ; *b.* matériel utilisé, p. 645 ; *c.* expériences réalisées, p. 646 ; *d.* conclusions, p. 647 ; E. Discussion des résultats expérimentaux relatifs au dimorphisme sexuel des élytres, p. 647.

Chapitre IV. — Les aspects du polymorphisme alaire. Étude spéciale des Gryllides, p. 650. — Introduction, p. 650. — I. Le polymorphisme alaire chez les Orthoptères, p. 650. — II. Les aspects du polymorphisme alaire chez les Grillons étudiés, p. 652 : 1. Espèces connues sous une seule forme, p. 654 ; 2. Espèces connues sous deux formes, p. 658 ; — *Gryllus campestris*, p. 658 : A. Caractères alaires de la forme brachyptère, p. 658 ; B. Apparition sporadique et caractères alaires de la forme macroptère, p. 660 ; *a.* dans la nature, p. 660 ; *b.* en élevage, p. 660 ; C. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires ; p. 661 ; D. Cas des individus néoténiques, p. 662 ; — *Pteronemobius Heydeni*, p. 664 : A. Caractéristiques alaires de la forme microptère, p. 664 ; *a.* caractéristiques alaires des imagos, p. 664 ; *b.* données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires, p. 665 ; B. Caractéristiques alaires de la forme macroptère, p. 669 ; *a.* caractéristiques alaires des imagos, p. 670 ; *b.* données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires, p. 671 ; C. Étude sommaire de la transmission héréditaire du caractère macroptère, p. 671 ; — *Acheta xanthoneuroides*, p. 675 : A. Caractéristiques alaires des imagos, p. 675 ; B. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires, p. 677 ; 3. Espèces connues sous trois formes, p. 678 ; — *Acheta deserta*, p. 678 : A. Caractéristiques alaires des imagos, p. 678 ; B. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires, p. 686 ; — *Acheta burdigalensis*, p. 688 : A. Caractéristiques alaires des imagos, p. 688 ; B. Essais de croisements, p. 689. — III. Résultats, p. 693.

Chapitre V. — Recherches expérimentales sur le déterminisme du macroptérisme chez *Gryllus campestris*, p. 695. — I. Action des facteurs externes, p. 695. — II. Modifications du milieu intérieur, p. 696 : 1. Rôle possible des gonades, p. 696 ; A. Expériences réalisées, Techniques, p. 696 ; B. Résultats, p. 697 ; 2. Rôle des organes à fonction endocrine, p. 697 ; A. Connaissances acquises à ce jour sur le rôle des organes endocrines dans la mue et la croissance des Insectes, p. 698 ; B. Expériences personnelles. Données générales, p. 699 ; *a.* techniques opératoires, p. 699 ; *b.* différents types d'expériences possibles, p. 700. — III. Analyse de quelques cas précis, p. 701 : 1. Implantations faites avant le début de la diapause, p. 701 ; A. Implantations au 8^e stade larvaire, p. 701 ; B. Implantations au début du 9^e stade avant le déclenchement de la diapause, p. 706 ; 2. Implantations faites après le déclenchement de la diapause, p. 708 ; A. Implantations faites au cours du 9^e stade larvaire, p. 708 ; B. Implantations faites au cours du 10^e stade larvaire, p. 710 ; 3. Recherches sur la spécificité d'action des implantats, p. 710 ; 4. Autres cas, p. 712. — IV. Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires, p. 713 : 1. Matériel utilisé, techniques, p. 713 ; 2. Expériences réalisées et résultats obtenus, p. 714 ; A. L'absence de diapause seule suffit-elle pour provoquer le macroptérisme ? p. 714 ; B. La présence de diapause seule suffit-elle pour provoquer le brachyptérisme ? p. 714 ; C. Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires suivies d'implantations de cerveaux, p. 715. — V. Discussion, p. 716.

Chapitre VI. — Analyse génétique sommaire de la transmission des caractères alaires chez *Acheta deserta*, p. 719. — I. Essais d'implantation d'organes à fonction endocrines, p. 719 : 1. Expériences, différents essais réalisés, p. 719 ; 2. Résultats, p. 719. — II. Croisements interraciaux, p. 720 : 1. Croisement *deserta* × *melas*, p. 720 ; 2. Croisement *deserta* × *tristis*, p. 725 ; 3. Croisement *tristis* × *melas*, p. 728. — III. Discussion des résultats, p. 729.

Bilan des principaux faits acquis. Conclusions générales, p. 731.

INTRODUCTION

Lorsque nous entreprîmes ce travail, notre but était de faire une étude expérimentale du déterminisme du polymorphisme alaire dans l'ensemble de l'ordre des Orthoptères (Ensifères et Acridiens). Le polymorphisme alaire est en effet un phénomène relativement courant, se manifestant dans un certain nombre d'ordres de Ptérygotes actuels. C'est surtout chez les Orthoptères qu'il se présente avec son maximum de fréquence, soit qu'il s'agisse d'un simple dimorphisme sexuel, soit qu'il porte, pour les deux sexes d'une même espèce, sur la variation de longueur des organes du vol. Aussi, devant la multitude des espèces à étudier, tant chez les Ensifères que chez les Acridiens, et en raison aussi des difficultés d'élevage qui en eussent résulté, nous avons limité notre étude au polymorphisme alaire dans la seule famille des *Gryllidæ* (*Ensifera*), où les cas sont fort nombreux et intéressants à analyser (dimorphisme sexuel, apparition sporadique de formes macroptères dans une espèce habituellement brachyptère dans les deux sexes, polymorphisme constant dans une espèce particulière, etc.), nous réservant de discuter, lors de la conclusion générale de ce travail, de la généralisation possible ou non de nos résultats à l'ensemble des Orthoptères. Nous n'avons, naturellement, envisagé ici que le polymorphisme spécifique.

Comme cela arrive souvent en cours de recherches, nous avons eu l'occasion de faire de nombreuses observations complémentaires, et c'est ainsi que nous avons été amenés à préciser, à côté de l'étude du polymorphisme alaire proprement dit, quelques points concernant le développement post-embryonnaire des ailes des Grillons et notamment ce phénomène si particulier du retournement des gaines alaires au cours de certains stades larvaires.

Rappelons brièvement, d'autre part, que l'appareil alaire des *Gryllidæ* et, d'une façon générale, celui des Orthoptères ensifères se compose de deux paires d'ailes. Les ailes antérieures, mésothoraciques, chitinisées (moins cependant que chez les Coléoptères), forment les élytres qui, au repos, sont disposés horizontalement dans le sens antéro-postérieur de l'animal et pliés dans leur longueur suivant un angle plus ou moins prononcé ; de ce fait, leur bord antérieur est réfléchi le long des côtés du corps (champ latéral), et leur région postérieure repose à plat sur le dos de l'insecte (champ dorsal). Les deux élytres sont plus ou moins croisés, suivant les espèces et les sexes. Leur nervation atteint parfois une haute différencia-

tion, principalement chez les mâles où elle entre dans la constitution d'un appareil stridulant.

Les ailes postérieures, métathoraciques, sont membraneuses, à nervation complète et, au repos, repliées en éventail sous les élytres.

Nous avons abordé l'étude de l'appareil alaire à l'aide de moyens variés; nous avons fait appel à la morphologie descriptive, à la morphogenèse expérimentale, à l'histologie, à la méthode des greffes et implantations d'appendices et d'organes, à l'analyse génétique, etc. Aussi, devant la multiplicité de ces moyens d'investigation, n'indiquons-nous pas, dans cette introduction, le détail des techniques employées; chacune de celles-ci sera précisée ultérieurement à propos de chaque chapitre.

Nous n'avons étudié que les organes alaires proprement dits (élytres et ailes), laissant de côté, au moins pour l'instant, l'étude de la musculature alaire et celle de l'articulation, ce dernier problème ayant d'ailleurs été abordé au cours de ces dernières années par M. LA GRECA (1944, 1946), qui a montré que l'articulation et notamment la disposition des sclérites articulaires ne varient pas dans les espèces normalement ailées, en dépit du polymorphisme, et qu'au contraire l'articulation est profondément modifiée dans les espèces à ailes rudimentaires ou vestigiales, ne présentant jamais de polymorphisme. De même, c'est à dessein que certains aspects de la question ont été traités d'une façon qui pourra paraître sommaire (hérédité alaire chez *Pteronemobius heydeni*, existence ou non de plusieurs formes caractérisées chez *Acheta burdigalensis*, par exemple), ces questions devant être reprises ultérieurement, pour faire l'objet de recherches plus approfondies.

Nous n'avons pas jugé utile de diviser ce mémoire en deux ou plusieurs parties, mais plutôt de le présenter sous la forme d'une suite de chapitres classés dans l'ordre de nos observations et de nos expériences. Un premier chapitre traite des généralités concernant les espèces que nous avons étudiées, de leurs conditions d'élevage et de leur développement larvaire. Le second chapitre est relatif au mode de retournement des ébauches alaires, et le troisième chapitre traite du dimorphisme sexuel des élytres, tant dans sa différenciation que dans son déterminisme. Viennent ensuite plusieurs chapitres concernant plus spécialement le polymorphisme alaire proprement dit, c'est-à-dire les variations de la longueur des organes du vol dans les espèces considérées.

CHAPITRE PREMIER

CONDITIONS D'ÉLEVAGE. DÉVELOPPEMENT DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

I. — Conditions d'élevage.

La plupart de nos observations ont été faites sur des Insectes d'élevage en laboratoire. D'une façon générale, les souches sont élevées à la température constante de 30°, le degré hygrométrique étant, sauf exception (*Pteronemobius heydeni*), maintenu sensiblement aux environs de 70 p. 100. Dans certains cas, l'éclairage est continu ; dans d'autres, intermittent (dix heures sur vingt-quatre heures environ). La base de l'alimentation consiste en feuilles de laitue, renouvelées tous les jours, et en farine. De temps à autre, de la viande de cheval ou de bœuf, hachée, est ajoutée à la ration. La nourriture est toujours servie en excès. Des boîtes de Pétri garnies de coton hydrophile imprégné d'eau servent d'abreuvoir. Par ailleurs, les larves et les imagos se procurent un complément d'alimentation en dévorant leurs exuvies immédiatement après les mues.

Pour la ponte, les couples reproducteurs sont déposés dans des boules de verre (aquariums boules) d'une capacité d'environ 10 décimètres cubes, dont le fond est garni d'une couche de 4 centimètres d'épaisseur de terre et de sable mélangés. Ce sol est maintenu à un degré d'humidité suffisant pour assurer une bonne incubation des œufs. Certaines espèces ayant tendance à gratter le sol pour dévorer leurs œufs, dans ce cas, une plaque de toile métallique à mailles assez larges pour permettre la ponte et la sortie des larves néonates est enterrée à 1/2 centimètre au-dessous de la surface. L'incubation se fait à l'étuve. A l'éclosion, les larves sont transférées dans les cages d'une salle d'élevage chauffée, le complément de température étant obtenu par des lampes chauffantes disposées dans les cages. Ce prélèvement des larves permet leur comptage si besoin est. Chaque cage d'élevage parallélépipédique a une capacité d'environ 90 décimètres cubes. Deux des faces sont garnies de toile métallique très fine, les autres sont en verre, dont une à glace coulissante. La surface intérieure est considérablement augmentée par l'adjonction de casiers de 4 × 4 × 4 centimètres tapissant entièrement une ou deux des faces internes. De telles cages peuvent contenir chacune facilement un millier de Grillons. Nos conditions d'élevage se rapprochent donc, à quelques détails près, de celles préconisées par M^{lle} G. COUSIN (1937).

Seul l'élevage de *Pteronemobius heydeni* demande des précautions spéciales en ce qui concerne l'humidité. L'élevage de cette espèce se fait donc constamment dans les boules de verre, dont la terre est très abondamment arrosée jusqu'à consistance de boue et recouverte de sphaignes. Une plaque de verre ferme en partie l'ouverture de la boule de façon à éviter l'évaporation. De cette façon, on se rapproche au maximum des conditions hygrométriques optima propres à cette espèce.

Dans le cas d'expériences précises, les insectes étudiés sont isolés dans des cagettes de bois de 1/4 de décimètre cube environ, munies d'une fine toile métallique sur l'une des faces et maintenues à l'étuve à 30°.

Nous avons ainsi mené à bien l'élevage de plusieurs dizaines de milliers d'Insectes.

II. — Développement des espèces étudiées.

Dans les conditions ci-dessus indiquées, l'incubation dure, pour toutes les espèces considérées, de dix à quinze jours. Nous n'avons jamais constaté l'existence d'une diapause embryonnaire. Avant d'atteindre l'état imaginal les larves subissent un certain nombre de mues et passent par conséquent par un nombre variable de stades de durées diverses, suivant les espèces, mais, dans la majorité des cas, constant pour une espèce donnée.

Quel que soit le nombre des stades larvaires, c'est *toujours au début de l'avant-dernier stade* que s'opère normalement le retournement des gaines alaires que nous étudierons au chapitre suivant. Les ébauches alaires, qui, jusqu'alors, étaient latérales, deviennent dorsales pour subir un nouveau retournement lors de la mue imaginale. Les deux derniers stades présentent donc un aspect intermédiaire entre les jeunes larves et l'imago. Les noms de *Protonymphes* et *Deutonymphes* leur ont été parfois respectivement attribués (G. COUSIN). Nous les utiliserons également ici.

La nomenclature que nous avons adoptée est celle de L. CHOPARD (1951). Les noms de genre, principalement, ayant souvent varié chez les Gryllides, nous indiquerons les synonymies les plus courantes. Les neuf espèces utilisées comme matériel d'élevage et d'étude, et sur lesquelles nous préciserons ici quelques observations relatives à leur développement larvaire, susceptibles de nous être ultérieurement utiles, sont les suivantes :

A. — Subfam. Gryllinæ.

1. *Gryllus bimaculatus* de Geer. Syn. *Liogryllus bimaculatus* (AZAM, 1901), *Acheta bimaculata* (CHOPARD, 1922). Le Grillon bimaculé.

Cette espèce ne se rencontre en France que sur le littoral méditerranéen. Elle n'est connue que sous la forme macroptère à ailes « caudées », dépassant longuement les élytres dans les deux sexes.

Dans la nature, ce Grillon passerait l'hiver sous forme d'œuf. Les jeunes éclos au printemps se développent rapidement et l'on trouve les adultes jusqu'en octobre. Il est généralement admis que les imagos apparaissent beaucoup plus tard que ceux de *G. campestris*. En fait, nous avons reçu en mai des adultes du département du Var, alors qu'à la même époque on rencontre communément les imagos de *G. campestris*. Dans ces conditions, les hybrides interspécifiques *campestris-bimaculatus*, obtenus facilement en élevage par M^{lle} COUSIN (1941), pourraient éventuellement se rencontrer dans la nature, bien qu'à notre connaissance le fait n'ait pas été signalé. Les souches utilisées ici proviennent de Toulon et de Jérusalem.

En élevage, le nombre des stades larvaires est habituellement de neuf, mais assez souvent aussi de huit. Le tableau I indique (de même que pour

ESPECES STADES	<i>Gryllus bimaculatus.</i>	<i>Gryllus campestris.</i>	<i>Gryllus campestris caudata.</i>	<i>Acheta domestica.</i>	<i>Acheta deserta.</i>	<i>Acheta burdigala- lensis.</i>	<i>Gryllopsis hebraeus.</i>	<i>Pterone- mobius Heydeni brachypt.</i>	<i>Pterone- mobius Heydeni macropt.</i>
I <	Éclosion. 3 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 3 1/2 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 3 1/2 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 2 1/2 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 4 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 5 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 6 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 3 jours. 1 ^{re} mue.	Éclosion. 3 jours. 1 ^{re} mue.
II <	3 jours. 2 ^e mue.	3 1/2 jours. 2 ^e mue.	3 1/2 jours. 2 ^e mue.	3 jours. 2 ^e mue.	4 jours. 2 ^e mue.	5 jours. 2 ^e mue.	6 jours. 2 ^e mue.	3 1/2 jours. 2 ^e mue.	3 1/2 jours. 2 ^e mue.
III <	3 jours. 3 ^e mue.	3 1/2 jours. 3 ^e mue.	3 1/2 jours. 3 ^e mue.	3 1/2 jours. 3 ^e mue.	4 jours. 3 ^e mue.	5 jours. 3 ^e mue.	6 jours. 3 ^e mue.	3 1/2 jours. 3 ^e mue.	3 1/2 jours. 3 ^e mue.
IV <	3 jours. 4 ^e mue.	3 1/2 jours. 4 ^e mue.	3 1/2 jours. 4 ^e mue.	4 jours. 4 ^e mue.	4 jours. 4 ^e mue.	6 jours. 4 ^e mue.	6 jours. 4 ^e mue.	3 1/2 jours. 4 ^e mue.	3 1/2 jours. 4 ^e mue.
V <	3 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.	6 jours. 5 ^e mue.	6 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.	4 jours. 5 ^e mue.
VI <	4 jours. 6 ^e mue.	4 1/2 jours. 6 ^e mue.	4 1/2 jours. 6 ^e mue.	4 jours. 6 ^e mue.	4 jours. 6 ^e mue.	9 jours. 6 ^e mue.	6 jours. 6 ^e mue.	4 1/2 jours. 6 ^e mue.	4 jours. 6 ^e mue.
VII <	5 jours. 7 ^e mue.	5 1/2 jours. 7 ^e mue.	5 1/2 jours. 7 ^e mue.	4 jours. 7 ^e mue.	6 jours. 7 ^e mue.	12 jours. 7 ^e mue.	7 jours. 7 ^e mue.	5 jours. 7 ^e mue.	5 jours. 7 ^e mue.
VIII <	6 jours. 8 ^e mue.	8 jours. 8 ^e mue.	8 jours. 8 ^e mue.	5 jours. 8 ^e mue.	14 jours. 8 ^e mue.	13 jours. 8 ^e mue.	8 jours. 8 ^e mue.	Protomymphe. 15 jours.	Protomymphe. 6 jours.
IX <	6 jours. 9 ^e mue.	30 à 50 jours. 9 ^e mue.	Protomymphe. 10 jours. 9 ^e mue.	Protomymphe. 10 jours. 9 ^e mue.	14 jours. 9 ^e mue.	8 ^e mue. Imago.	8 jours. 9 ^e mue.	Deutonymphe. 12 jours. 9 ^e mue.	Deutonymphe. 6 jours. 9 ^e mue.
X <	Imago.	Deutonymphe. 12 jours. 10 ^e mue.	Deutonymphe. 10 jours. 10 ^e mue.	Imago.	Imago.	Imago.	8 jours. 10 ^e mue.	Imago.	Imago.
XI <		Imago.	Imago.				Protomymphe. 13 jours.		
XII <							11 ^e mue. Deutonymphe. 10 jours.		
XIII <							12 ^e mue.		
Total ..	36 jours.	78 à 98 jours.	56 jours.	37 jours.	58 jours.	61 jours.	90 jours.	54 jours.	38 1/2 jours.

Nombre des stades larvaires et durée moyenne de chacun de ceux-ci chez les principales espèces étudiées.

les espèces suivantes) le nombre des stades et leurs durées respectives (1). Les générations se succèdent régulièrement sans subir d'arrêt à l'état embryonnaire, comme cela se passe dans la nature ; dans ce cas, il ne s'agirait donc pas d'une véritable diapause, mais d'un simple ralentissement du développement sous l'action du froid. Nous n'avons jamais constaté d'anomalies du développement chez cette espèce.

2. *Gryllus campestris* Linné. Syn. *Liogryllus campestris* (AZAM, 1901), *Acheta campestris* (CHOPARD, 1922). Le Grillon champêtre (fig. 1, Pl. II).

Ce Grillon se rencontre partout en France, où il apparaît adulte au mois de mai après avoir hiverné à l'état de protonymphe.

Dans les deux sexes, les ailes sont plus courtes que les élytres, ces derniers, bien développés, atteignant l'extrémité de l'abdomen. Une forme rarissime dans la nature, à ailes plus longues que les élytres, a été parfois signalée (forme *caudata* Krauss). En élevage, cette forme apparaît aussi très rarement, surtout chez les mâles (G. COUSIN, 1941, et nous-mêmes).

Les souches que nous avons utilisées proviennent des environs de Paris, de l'Ille-et-Vilaine, de la Sarthe et du Maine-et-Loire.

Nous avons compté dix stades larvaires dans presque tous les cas, rarement neuf, contrairement à YERSIN (1855), qui en compte onze. On remarquera que le stade IX (protonymphe) est toujours beaucoup plus long que les autres (de 30 à 50 et même 70 jours, tableau I), quoique considérablement réduit déjà par rapport à ce qu'il est dans les conditions naturelles (stade d'hibernation).

Par contre, pour tous les exemplaires macroptères qui sont apparus spontanément dans nos élevages, nous avons pu constater que ce stade est d'environ dix jours seulement. On notera donc, dès maintenant, la relation existant entre ce développement accéléré et l'apparition des formes macroptères, car cette observation sera utilisée par la suite dans l'exposé de nos recherches expérimentales.

M^{lle} G. COUSIN (1935) a signalé chez cette espèce un certain nombre d'anomalies du développement. Nous les avons pour la plupart rencontrées également, notamment les formes *néoténiques* (2), dont nous aurons l'occasion de reparler ultérieurement. Ces néoténiques qui apparaissent dans les deux sexes présentent un mélange de caractères larvaires (surtout anatomiques) et imaginaires. Parmi les caractères imaginaires, nous relèverons surtout les organes du vol qui ont l'aspect, la structure et la dispo-

(1) Les chiffres donnés dans le tableau ne le sont naturellement qu'à titre indicatif, puisqu'il s'agit d'insectes d'élevage, sans préjuger de ce qui se passe dans la nature, où les conditions sont différentes, notamment celles de température ; néanmoins, nos observations permettent de penser qu'ils reflètent assez bien, d'une manière générale, l'allure de l'évolution naturelle tant dans le nombre des stades que dans les durées relatives de ceux-ci. Les nombres des stades indiqués sont les plus courants pour une espèce donnée. Ils sont en effet susceptibles de varier suivant les espèces, rarement chez *G. campestris*, plus fréquemment chez d'autres (*Gryllopsis hebraeus*, par exemple). Les durées des stades sont des moyennes basées sur l'observation d'un nombre variable d'insectes suivis isolément (de 10 à 25, selon les espèces).

(2) Voir note 1, p. 662.

sition de ceux des imagos normaux, à ceci près qu'ils sont de taille réduite.

Signalons que cette espèce, qui creuse un terrier pour hiverner et qui y vit également à l'état imaginal, n'agit jamais de même en élevage. Les adultes capturés dans la nature et mis en terrarium ébauchent parfois un terrier qu'ils abandonnent bientôt.

3. *Acheta domestica* Linné. Syn. *Gryllus domesticus* (FINOT, 1890; AZAM, 1901; CHOPARD, 1922; HOULBERT, 1927), *Gryllulus domesticus* (CHOPARD, 1947). Le Grillon domestique (fig. 8, Pl. I).

Cette espèce ne vit, en France, que dans les endroits chauds des locaux habités (cuisines, fournils, etc.). Dans ses régions d'origine (déserts du Sud-Ouest de l'Asie, de même qu'en Afrique du Nord), elle vit à l'extérieur sous les pierres et dans les murs (L. CHOPARD, 1951).

Dans les deux sexes, les ailes sont caudées et dépassent *toujours plus ou moins* les élytres.

Les souches utilisées proviennent de Paris et de Rennes. Nous avons compté généralement neuf stades larvaires, avec rarement quelques variations, jusqu'à onze stades. Les générations se succèdent régulièrement sans ralentissement marqué au cours du développement tant embryonnaire que larvaire.

4. *Acheta deserta* Pallas. Syn. *Gryllus desertus* (FINOT, 1890; AZAM, 1901; CHOPARD, 1922), *Gryllulus desertus* (CHOPARD, 1947). Le Grillon solitaire.

Ce Grillon est connu sous trois formes :

— la forme typique *deserta*, à élytres longs et ailes caudées dépassant longuement les élytres (fig. 3, Pl. I) ;

— la forme *tristis* Serville, à élytres légèrement raccourcis et ailes plus courtes que les élytres (fig. 4, Pl. I) ;

— la forme *melas* Charpentier, à élytres courts et ailes courtes (fig. 5, Pl. I).

En France, on ne rencontre pratiquement que la forme *melas*, répandue surtout dans les régions méridionales.

Dans la nature, ce Grillon ne creuse jamais de terrier. Il vit dans les cultures, sous les pierres et les mottes de terre. La forme *melas* hiverne en France à l'état de larve âgée, vraisemblablement de protonymphe.

Pour les élevages, nous avons utilisé des souches provenant des environs de Montpellier et de Toulon, pour la forme *melas*, et de Nahalall (Israël), pour les formes *deserta* et *tristis*.

Le nombre des stades larvaires est de neuf, très rarement de dix. On notera, pour les trois formes, un ralentissement dans la vitesse du développement larvaire, à partir du stade protonymphal (tableau I), qui dure en moyenne quatorze jours, de même que le stade deutonymphal, contre quatre à six jours pour les stades précédents. Signalons, comme anomalie du développement, de rares apparitions d'individus néoténiques dans la forme *deserta* et la forme *tristis*.

5. *Acheta burdigalensis* Latreille. Syn. *Gryllus burdigalensis* (FINOT, 1890; AZAM, 1901; HOULBERT, 1927), *Gryllus chinensis* (CHOPARD, 1922), *Gryllulus burdigalensis* (CHOPARD, 1947).

Commune dans le Midi de la France, cette espèce remonte parfois jusqu'en Bretagne et en Normandie (CHOPARD, 1951) et se rencontre également dans toute la région méditerranéenne.

Ce Grillon, qui rappelle, par sa couleur fauve, le Grillon domestique, a été signalé, comme l'espèce précédente, sous trois formes :

— la forme typique *burdigalensis*, à élytres atteignant l'extrémité abdominale et à ailes courtes ;

— la forme *cerizyi* Serville, à élytres longs et à ailes caudées (fig. 9, Pl. I) ;

— la forme *geminus* Serville, à élytres plus courts que l'abdomen et à ailes courtes.

Ce Grillon, comme le précédent, ne creuse pas de terrier et vit dans les cultures.

Les souches utilisées pour l'élevage proviennent des environs de Montpellier, de Toulon et de Cagnes-sur-Mer.

D'une façon générale, le nombre des stades larvaires est de huit, rarement de neuf (tableau I).

6. *Acheta xanthoneuroides* Chopard. *A. xanthoneuroides* est originaire d'Afrique équatoriale et connue sous deux formes : l'une macroptère à ailes caudées, l'autre brachyptère (fig. 6 et 7, Pl. I). Nous devons d'avoir pu l'observer à l'obligeance de M^{lle} COUSIN, qui a bien voulu nous en confier une souche. Jusqu'à présent, nous ne l'avons que peu étudié, ayant commencé son élevage alors que ce travail était déjà très avancé. Néanmoins, en ce qui concerne son développement, il semble que le nombre des stades larvaires soit de l'ordre de huit ou neuf et que la durée d'évolution soit comparable à ce qu'elle est pour les autres espèces signalées ici.

Ajoutons que nous avons observé un seul cas de néoténie chez une femelle.

7. *Gryllopsis hebraeus* Saussure.

L'espèce n'existe pas en France ; nous l'avons obtenue de Jérusalem et nous ne la connaissons que sous la forme à ailes atrophiées. Si les élytres sont relativement bien développés chez le mâle, ils sont rudimentaires et lobiformes chez la femelle. Sa biologie à l'état naturel est mal connue.

En élevage, le développement est relativement lent, par rapport à celui des autres espèces. Nous avons généralement observé douze stades larvaires d'une durée variant assez peu de l'un à l'autre (tableau I). Mais ce nombre est cependant variable, descendant parfois à dix et atteignant très rarement treize. Les jeunes larves sont presque entièrement noires à la naissance et, dès la première mue, elles prennent la livrée fauve qu'elles conservent jusqu'au stade imaginal. C'est une espèce assez difficile à élever, et, connaissant mal ses conditions normales de développement, nous n'avons pu la maintenir en élevage que pendant quatre générations.

B. — Subfam. Nemobiinae.

8. *Nemobius sylvestris* Bosc. Syn. *Acheta sylvestris* (Bosc, 1792), *Prone-mobius sylvestris* (HOULBERT, 1927). Le Grillon des bois.

Ce Grillon est très commun partout en France, dans les bois de chênes et de châtaigniers. Il vit également dans une grande partie de l'Europe et en Algérie.

Les élytres sont toujours écourtés, et les ailes sont très atrophiées dans les deux sexes. On n'en connaît pas de forme macroptère.

Nous n'avons pas élevé cette espèce d'une façon continue, mais seulement par intermittence, suivant les besoins de nos observations. D'après un travail récent de T.-J. RICHARDS (1952), cette espèce aurait une évolution très lente répartie sur deux années, hibernant une première fois à l'état embryonnaire et une seconde fois à l'état de larve âgée. Peut-être s'agit-il là d'une race spéciale à l'Angleterre, car, en France, il semble bien que ce Grillon fasse son cycle complet en une année, hibernant à l'état de larve. G. TOURATIER (1951), qui a élevé cette espèce, n'indique pas le nombre des stades larvaires. D'après RICHARDS, il serait de huit ou neuf, comme pour la plupart des autres Gryllides.

9. *Pteronemobius heydeni* Fischer. Syn. *Gryllus heydeni* (FISCHER, 1853), *Nemobius heydeni* (FINOT, 1890 ; AZAM, 1901 ; HOULBERT, 1927).

Ce Grillon vit un peu partout en France, sauf dans le Nord, dans les tourbières et les endroits marécageux. Il se rencontre également dans toute l'Europe méridionale, en Afrique du Nord et dans le Sud-Ouest de l'Asie.

En France, il n'existe que sous la forme à élytres légèrement raccourcis et à ailes atrophiées. Ce n'est que tout à fait exceptionnellement qu'a été signalée une forme macroptère à ailes très longues. Un cas a été signalé par L. CHOPARD et BELLECROIX (1928), apparu en élevage à partir de larves recueillies dans la nature. Dans nos élevages, nous avons aussi observé l'apparition de formes macroptères que nous étudierons plus loin. Dans nos régions, *Pt. heydeni* ne présenterait donc un dimorphisme alaire que tout à fait exceptionnellement. Par contre, en Orient, la forme macroptère serait plus fréquente (CHOPARD et BELLECROIX, *op. cit.*).

Nous avons utilisé en élevage des souches provenant des environs de Rennes. Cette espèce est délicate à élever, et les conditions hygrométriques doivent être rigoureusement surveillées.

Nous avons compté généralement neuf stades larvaires (très rarement huit). Le développement se ralentit au cours des deux derniers stades larvaires, qui sont respectivement de quinze et douze jours (en moyenne) (tableau I). Par contre, pour les formes macroptères que nous avons observées, ces deux derniers stades sont de six jours environ pour chacun d'eux (tableau I). De même que pour *G. campestris*, nous noterons donc une accélération du développement des formes macroptères, par rapport

aux formes brachyptères, toutes les conditions d'élevage étant, d'autre part, identiques. L. CHOPARD et R. BELLECROIX (*op. cit.*) établissaient d'ailleurs une corrélation entre l'accélération du développement et l'apparition de la forme macroptère qu'ils avaient observée.

Nous avons, en outre, remarqué une anomalie du développement qui consiste, comme chez *G. campestris*, en l'apparition, très rare toutefois, d'individus néoténiques. Leurs organes du vol, morphologiquement sem-

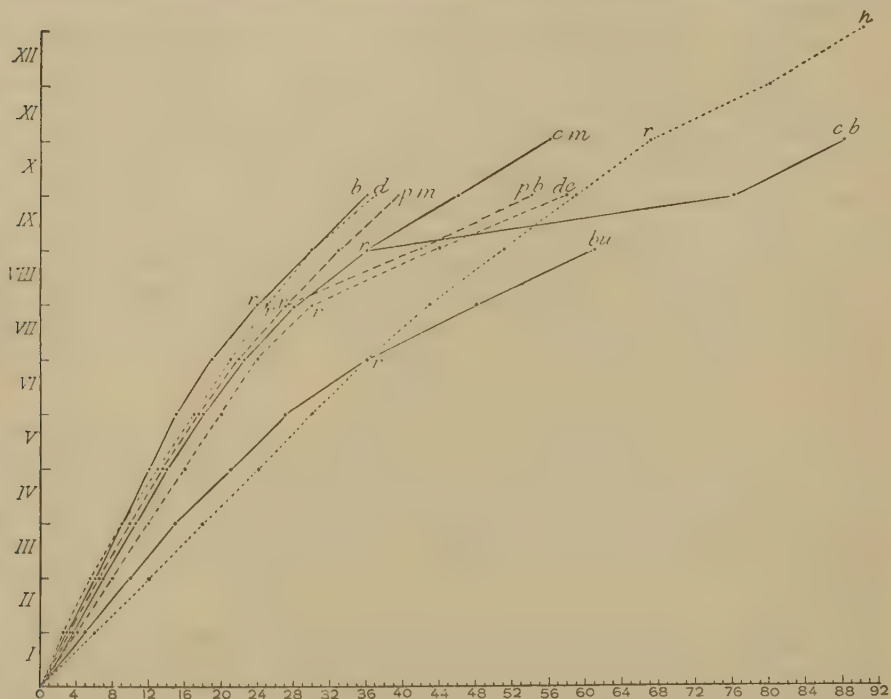


Fig. 1. — Allure du développement larvaire à 30° de quelques espèces de Grillons. En ordonnées, les stades larvaires ; en abscisses, les durées des stades en jours. Sur chaque courbe, la lettre *r* indique le moment du premier retournement des ptérothèques. *b*, *Gryllus bimaculatus* ; *d*, *Acheta domestica* ; *pm*, *Pteronemobius heydeni* macroptère ; *pb*, *Pteronemobius heydeni* brachyptère ; *cm*, *Gryllus campestris* macroptère (forme *caudata*) ; *cb*, *Gryllus campestris* brachyptère ; *de*, *Acheta deserta* ; *bu*, *Acheta burdigalensis* ; *h*, *Gryllopsis hebræus*.

blables à ceux des imagos normaux, sont de taille réduite (fig. 1 et 2, Pl. I).

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer *Pt. lineatus* Brullé, espèce affine de *Pt. heydeni*, à ailes également atrophiées, qui présente aussi, en France, une forme rarissime à ailes caudées (Var. *fabryi* Azam).

Le graphique (fig. 1) résume l'ensemble de nos observations relatives au développement larvaire et montre l'allure de ce développement pour chacune des espèces considérées (mis à part *N. sylvestris* et *A. xanthoneuroides*). Nous y remarquons notamment, pour la plupart des espèces, un ralentissement de l'évolution larvaire se manifestant au début du stade

protonymphal (1), s'ébauchant même parfois au stade précédent, ralentissement nettement plus accentué dans la plupart des espèces qui hivernent à l'état larvaire (*G. campestris*, *Pt. heydeni*, *A. deserta*, par exemple) que dans les espèces qui n'hivernent pas, sinon à l'état d'œuf (*G. bimaculatus*, par exemple).

Nous noterons également que l'allure du développement reste la même pour chacune des formes d'une espèce habituellement polymorphe (*A. deserta*, par exemple), alors que l'on remarque au contraire une accélération du développement pour la forme macroptère des espèces habituellement brachyptères et qui ne sont qu'occasionnellement polymorphes (*G. campestris* et *Pt. heydeni*).

(1) La lettre R sur chacune des courbes indique le moment du retournement des ptérothèques vers la face dorsale, c'est-à-dire le début du stade protonymphal.

CHAPITRE II

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU RETOURNEMENT DES PTÉROTHÈQUES

D'une façon générale, chez les Insectes paurométaboles, les ailes se développent progressivement à partir d'expansions latéro-postérieures des

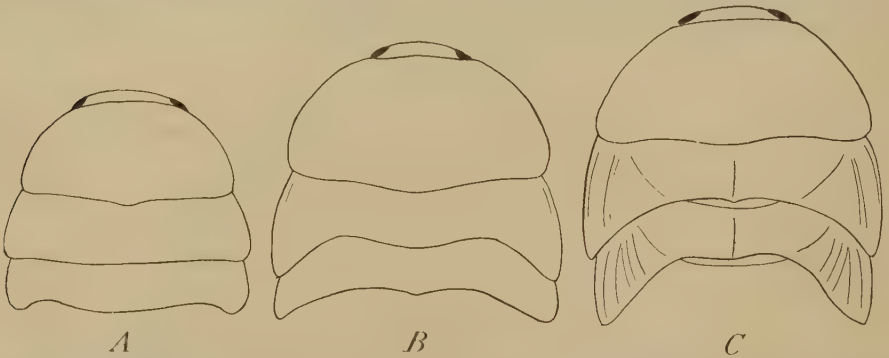


Fig. 2. — Développement larvaire des élytres et des ailes chez une Blatte (*Blatella germanica*); les ébauches restent à plat sur le dos et se développent lentement. (D'après L. CHOPARD, 1922.)

tergites méso- et métathoraciques. Chez les Blattes, par exemple, ces expansions s'accroissent depuis les jeunes stades larvaires jusqu'aux stades les plus avancés, en restant toujours à plat sur le dos (fig. 2, A, B, C).

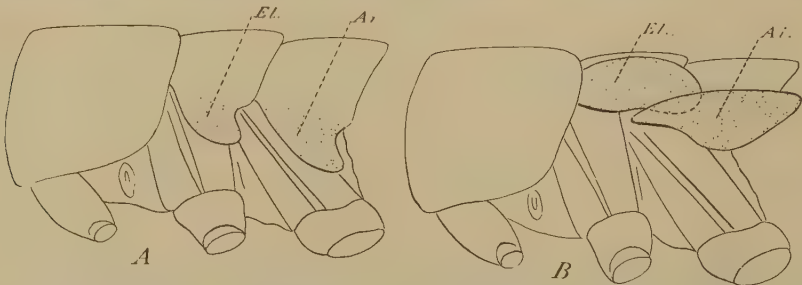


Fig. 3. — Développement des ptérothèques chez les Grillons. En A, les ptérothèques sont en situation latérale; en B, elles sont retournées vers la face dorsale; *El.*, élytre; *Ai.*, aile.

Chez les Gryllides et même chez tous les Orthoptères (*s. str.*), les ébauches élytrales et alaires ou *ptérothèques*, bien qu'ayant la même origine que dans les autres groupes, présentent au cours de leur développement des changements d'orientation caractéristiques, phénomène connu et signalé depuis

longtemps, mais, à notre connaissance, jamais étudié jusqu'à présent sous ses divers aspects.

Chez les Grillons, les ptérothèques se développent d'abord latéralement en cachant partiellement les pleures (fig. 3, A), puis, à partir d'un certain stade, elles se retournent vers la face dorsale sur laquelle elles viennent s'appliquer étroitement (fig. 3, B), pour effectuer un second retournement lors de la mue imaginale. L. CHOPARD (1949) a dénommé *anastréphoptère* ce mode particulier de croissance des organes alaires. Nous en avons fait une étude descriptive et expérimentale et en avons précisé quelques aspects histologiques et physiologiques.

I. — Étude descriptive.

Les Insectes nous ayant principalement servi comme sujets d'observation et d'expérience sont *Gryllus bimaculatus* et *Gryllus campestris*. Le phénomène est d'ailleurs rigoureusement le même dans toutes les espèces.

1° **Premier retournement.** — A l'éclosion, les ébauches alaires sont encore peu visibles chez les jeunes larves, mais déjà indiquées cependant,

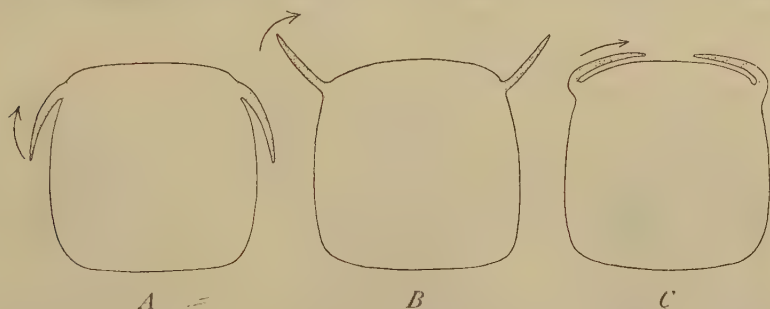


Fig. 4. — Mouvement décrit par les ptérothèques lors du premier retournement ; vue schématique transversale.

comme nous l'avons dit, sous forme d'expansions latéro-postérieures des tergites méso- et métathoraciques rabattues latéralement sur les pleures. Au cours du développement, ces expansions s'accroissent peu à peu en conservant leur orientation primitive ; puis, brusquement, au cours de l'une des mues, elles effectuent une rotation autour de leur base d'insertion orientée longitudinalement par rapport au corps et prennent une position dorsale, en même temps qu'elles s'allongent notablement par leur région apicale. Ce retournement s'effectue toujours au cours de l'avant-dernière mue larvaire, c'est-à-dire au début du stade protonymphal. Dès que l'exuviation des ptérothèques est terminée, celles-ci se redressent rapidement et viennent s'appliquer sur le dos ; ce mouvement ne dure que deux à trois secondes. Les ébauches décrivent ainsi un angle d'environ 260° autour de leur insertion servant d'axe de rotation (fig. 4, A, B, C).

Cette disposition des ptérothèques persiste ainsi durant tout le

stade protonymphal et se maintient également pendant le stade suivant (dernier stade larvaire, deutonymphal).

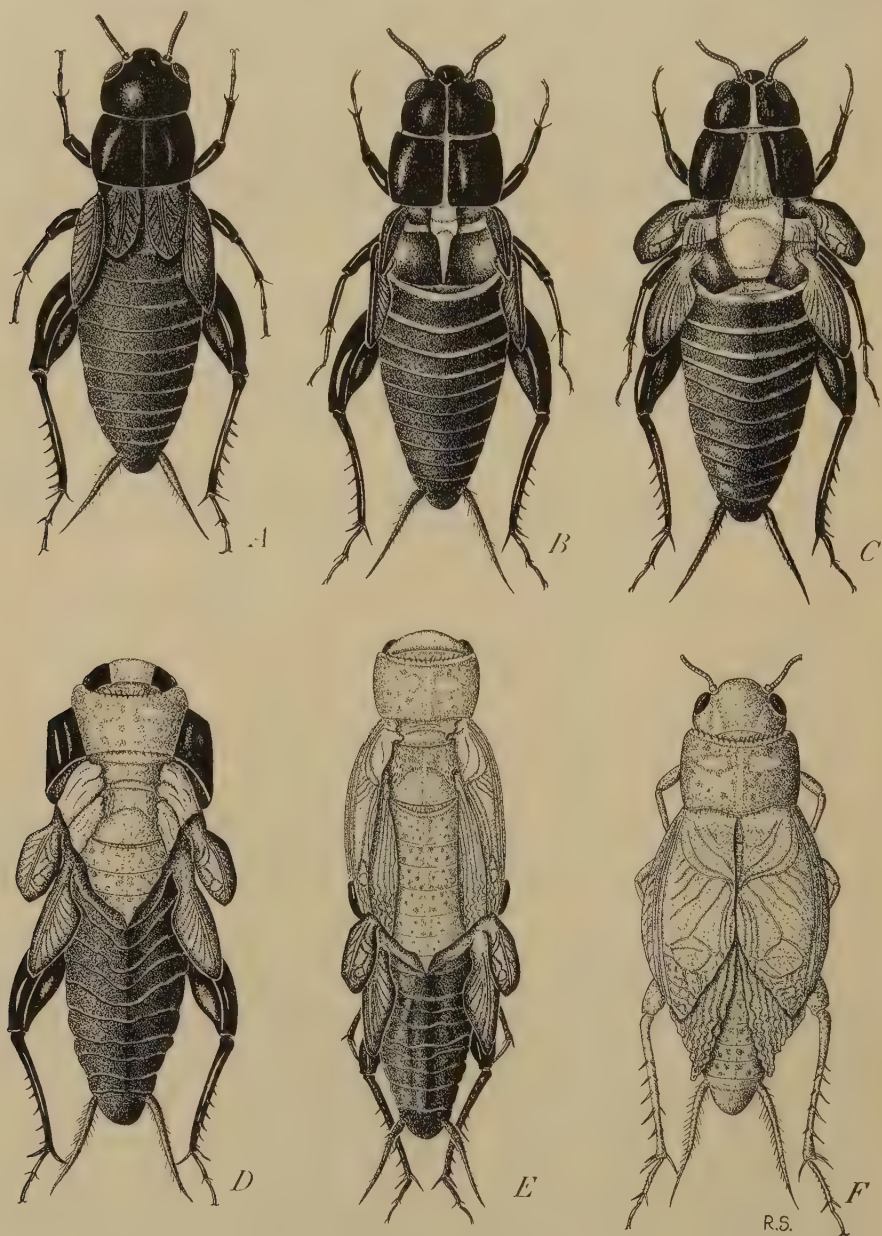


Fig. 5. — A à F, phases successives de la mue imaginale et du second retournement des élytres et des ailes chez *Gryllus bimaculatus*.

2° **Second retournement.** — C'est au cours de la mue imaginale qu'intervient le second retournement, qui redonne aux élytres et aux ailes leur

orientation primitive, tout en les conservant partiellement en position dorsale.

Lorsque la mue imaginale est imminente, les ptérothèques, qui, jusqu'alors, étaient restées étroitement appliquées contre la face dorsale de l'Insecte, se soulèvent légèrement (fig. 5, A) ; puis, lorsque la cuticule larvaire se fend sur la tête et le thorax, suivant une ligne médio-dorsale, elles se redressent verticalement en pivotant autour de leur insertion (fig. 5, B), pour se rabattre ensuite latéralement et horizontalement au fur et à mesure que la cuticule se fend davantage (fig. 5, C). Dès cet instant, le retournement est effectué. La face inférieure est redevenue la face supérieure. Par la suite, les élytres et les ailes (ceux-là recouvrant maintenant celles-ci) n'ont plus qu'à se dégager complètement de leur gaine (fig. 5, D, E) et à s'étendre en largeur et en longueur (fig. 5, F). Au cours de l'extension en largeur, une partie des élytres se rabat latéralement le long des pleures et l'autre reste dorsale ; il en résulte que l'élytre se trouve plié longitudinalement presque à angle droit. Chez les mâles, les portions dorsales des élytres se superposent toujours plus ou moins, l'élytre droit recouvrant généralement le gauche.

II. — Étude expérimentale.

1° **Généralités.** — A notre connaissance, il n'existe pas de recherches expérimentales relatives au mécanisme et au déterminisme des retournements successifs des ptérothèques des Orthoptères, bien que de nombreux auteurs aient déjà signalé le fait dans leurs travaux.

Au premier abord, plusieurs hypothèses susceptibles de fournir une explication plausible du phénomène sont à envisager :

a. *Une action des muscles.* — On peut imaginer qu'au cours du développement larvaire se produit un déplacement plus ou moins accentué des insertions des muscles alaires dont le résultat serait de modifier l'orientation primitive des ptérothèques.

b. *Une action des pleures.* — Certains pleurites, principalement épisternes et épimères méso- et métathoraciques, s'accroissent brusquement dans leur région supérieure, en même temps que se produit le retournement des ptérothèques. On peut donc

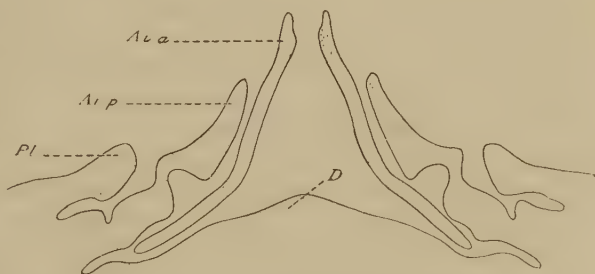


Fig. 6. — Partie dorsale d'une section transversale dans une larve de *Celithemis elisa* au 3^e stade ; D, face dorsale de l'Insecte ; Pl, pleures ; Aia, aile antérieure ; Aip, aile postérieure. (D'après COMSTOCK et NEEDHAM, 1898-1899.)

supposer que ces pièces viennent alors buter contre l'aisselle des ptérothèques et les obligent à se redresser. COMSTOCK et NEEDHAM (1898-1899), étudiant les Odonates, où des faits comparables se produisent, concluaient d'ailleurs en ce sens et étendaient même leurs conclusions aux Orthoptères. Le schéma que donnent ces auteurs (fig. 6) permet, en effet, d'envisager la possibilité du processus ; mais cette hypothèse ne saurait d'ailleurs expliquer ici que le premier retournement, et non le second, qui se produit au moment de la mue imaginale.

c. *Un mécanisme propre à l'aile elle-même et dont le siège serait situé en un point particulier de l'ébauche.*

2° **Expériences personnelles.** — Dans le but d'étudier le déterminisme du retournement, nous avons réalisé des expériences sur *G. campestris*

et *G. bimaculatus*. Nos essais ont été faits de façon à éliminer d'emblée les deux premières hypothèses énoncées plus haut, quitte à y revenir par la suite si le besoin s'en eût fait sentir.

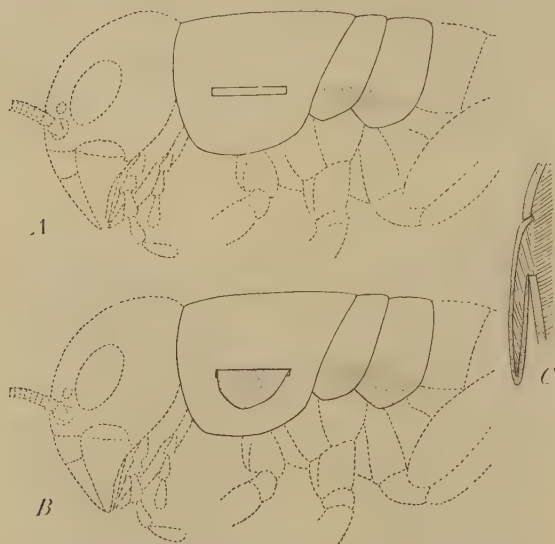


Fig. 7. — A, l'incision est préparée sur la face latérale gauche du pronotum, pour recevoir le greffon ; B, le greffon est mis en place ; C, adaptation du greffon à la plaie du pronotum, vue schématique en coupe transversale.

a. **TECHNIQUES ET OPÉRATIONS RÉALISÉES.** — Des ébauches élytrales sont prélevées sur de jeunes larves (4^e et 5^e stades larvaires peu de temps après la mue) et transplantées sur d'autres larves du même âge et, pour l'instant, de la même espèce. Comme lieu d'implantation, nous avons choisi la face externe des lobes latéraux du pronotum, largement réfléchis latéralement et recouvrant les pleures prothoraciques. De cette façon, l'action possible des muscles alaires est éliminée de même que celle des sclérites

sous-alaires, les pleurites prothoraciques n'arrivant pas au contact du greffon.

Avant l'opération, les Insectes sont anesthésiés aux vapeurs d'éther sulfurique. L'anesthésie ne doit pas être trop poussée, ce qui risquerait d'entraîner la mort des Insectes, mais doit cependant être suffisante pour que ceux-ci ne se réveillent qu'environ une demi-heure à trois quarts d'heure après la fin de l'intervention, afin que le greffon ne puisse plus être déplacé ou arraché. En fait, l'anesthésie est considérée comme suffisante lorsque cessent les mouvements respiratoires. L'Insecte récepteur est alors préparé (1). Il est maintenu couché sur le côté droit à l'aide de pinces souples tenues de la main gauche et serrant la tête et le prothorax ; une mince bande de tégu-ment est alors enlevée sur la face externe du bord gauche réfléchi du pronotum, à

(1) Pour des raisons de commodité opératoire, les opérations (ainsi que toutes celles qui suivront) ont toujours été faites sur le côté gauche de l'Insecte.

l'aide de fins ciseaux ophtalmologiques (fig. 7, A). L'ébauche de l'élytre gauche est ensuite prélevée à sa base sur l'Insecte donneur et implantée sur le pronotum du récepteur suivant la position normale à ce stade, c'est-à-dire avec son extrémité libre dirigée vers le bas (fig. 7, B). Les surfaces cruentées du greffon et du porte-greffon sont aussi étroitement que possible mises en contact (fig. 7, C). La simple coagulation du sang suffit à assurer l'adhérence du greffon, et celle-ci est complète lorsque l'Insecte se réveille.

Les ébauches élytrales et alaires de l'Insecte récepteur sont laissées en place à titre de témoins.

Aucune précaution spéciale d'asepsie n'est indispensable, et la mortalité post-opératoire est nulle.

b. ÉVOLUTION DES GREFFONS. — A la mue qui suit la transplantation, on constate un certain nombre de prises de greffons, qui muent ensuite synchroniquement avec leur hôte en conservant leur position initiale et



Fig. 8. — *G. bimaculatus*: portion de coupe transversale dans un pronotum de jeune larve sur lequel a été greffée une ébauche d'élytre (E). La coupe a été faite aussitôt après la mue qui a suivi la greffe. Voir explications dans le texte. (Pampell, dioxane, hémalum-éosine.)

croissent normalement. Lorsque, au début du 8^e stade chez *G. bimaculatus* ou au début du 9^e stade chez *G. campestris*, les ptérothèques de l'hôte se retournent vers la face dorsale, le greffon se retourne également vers la face dorsale du pronotum.

Ensuite, lors de la mue imaginale, lorsque les élytres et les ailes de l'hôte subissent le second retournement qui leur assurera leur position définitive, l'élytre issu du greffon prothoracique se retourne également (fig. 10, Pl. I).

Les chiffres concernant les Insectes expérimentés sont les suivants :

Nombre total d'Insectes (*G. bimaculatus* et *G. campestris*) ayant reçu un greffon prothoracique : 50 ;

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 20 ;

Nombre d'Insectes ayant survécu avec le greffon jusqu'au premier retournement : 19 ;

Nombre d'Insectes étant parvenus au stade imaginal avec un greffon bien développé : 14.

c. ANALYSE DES RÉSULTATS. — De ce qui précède, il résulte donc que les greffons implantés sur les faces externes des bords réfléchis du pronotum se retournent normalement, aussi bien que s'ils étaient restés en place. Ces expériences ont permis d'éliminer l'action possible des pleurites, d'une part, puisque, ici, ils n'entrent pas en contact avec les greffons, et, d'autre part, l'action possible des muscles. On constate d'ailleurs, sur des coupes transversales faites après la mue qui suit la prise du greffon, que les muscles de la région opérée, de même que ceux qui auraient pu être transplantés avec la base du greffon, sont activement histolysés et phagocytés (fig. 8), tandis que les hypodermes du greffon et du porte-greffon se sont parfaitement mis en continuité. L'hypothèse de COMSTOCK et NEEDHAM (*op. cit.*) relative à l'action des pleurites s'avère donc inexacte, du moins en ce qui concerne les Orthoptères ; elle reste à vérifier en ce qui concerne les Odonates. La troisième hypothèse que nous avons envisagée se trouve ainsi vérifiée : à savoir qu'il existe un mécanisme de retournement propre à l'ébauche elle-même et résidant en un point quelconque de cette ébauche. En fait, une étude histologique sommaire permet de le mettre aisément en évidence.

III. — Étude histologique.

Premier retournement. — Un simple examen de la figure 9, A et B, permet d'en saisir immédiatement le mécanisme. Des coupes transversales pratiquées à la base de l'ébauche alaire immédiatement avant la mue de retournement, l'ancienne chitine étant alors complètement décollée de la nouvelle, montrent une différence de croissance importante des éléments néoformés de l'hypoderme entre les deux faces de la base de l'ébauche (fig. 9, B). On remarque notamment que l'hypoderme est beaucoup plus intensément plissé sur la face inférieure et à l'aisselle de l'ébauche que sur sa face supérieure. On note, d'autre part, à la limite de l'ébauche et de la face dorsale de l'Insecte, une invagination (*Inv.*) profonde dans le nouveau tégument, qui fait que la base de l'ébauche se trouve déjà redressée verticalement avant l'exuviation prochaine. Dès lors, il est facile d'imaginer que, lors de la mue, lorsque la chute de l'exuvie aura libéré l'ébauche, le seul déplissement de la chitine de l'aisselle et de la face inférieure qui tend à prendre son extension maxima va produire le retournement vers la face dorsale de l'Insecte, et la face primitivement inférieure va devenir la face supérieure. Cette différence de croissance des éléments entre les deux faces d'un organe rappelle un peu le phénomène de la courbure des tiges de végétaux vers une source lumineuse, résultant également d'une différence de croissance entre les cellules de l'une et de l'autre face.

Second retournement. — Le mécanisme du second retournement, qui se produit lors de la mue imaginale et qui a pour résultat de donner aux élytres et aux ailes leur position définitive, est histologiquement comparable à celui du précédent. On retrouve ici encore un hypoderme



Fig. 9. — *G. bimaculatus* : portion de coupe transversale à la base de l'ébauche de l'aile, peu de temps avant le premier retournement. A, vue schématique d'ensemble de l'ébauche et de sa base ; B, vue de détail ; Ex, exuvie ; Ino, invagination du tégument. (Pampell, dioxane, hémalun-éosine.)

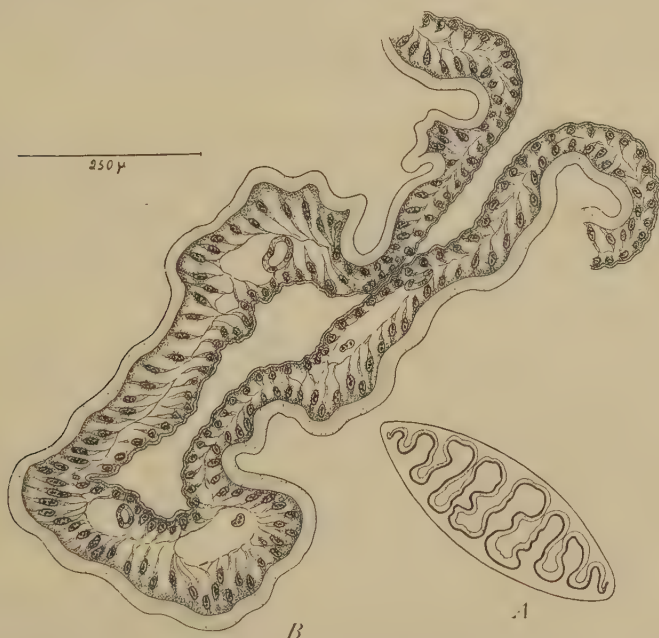


Fig. 10. — A, vue schématique d'une coupe transversale dans l'ébauche de l'élytre, peu de temps avant la mue imaginale ; nombreux replis de l'élytre dans sa gaine ; B, détail de l'un des replis ; on notera la présence de chitine plus épaisse sur la face qui deviendra supérieure chez l'imago. (Pampell, dioxane, hémalun-éosine.)

plus plissé à l'aisselle de l'ébauche (l'aisselle est alors du côté dorsal de l'ébauche, en raison de sa position couchée sur le pronotum) qui, en se dépliant lors de la mue imaginale, va obliger l'élytre ou l'aile à se retourner à nouveau. Logiquement, l'organe alaire devrait alors se rabattre latéralement et reprendre la position qu'il avait chez la jeune larve avant le premier retournement ; en fait, le jeu de l'articulation maintenant différenciée maintient, au moins en partie, l'organe en situation dorsale, comme cela se produit d'ailleurs chez de nombreux Insectes.

Enfin, on notera un dernier détail histologique, à savoir l'existence, dans l'élytre, d'une cuticule chitineuse toujours plus épaisse sur la face qui, chez l'imago, sera la face supérieure (fig. 10, A, B).

En résumé, tout le mécanisme des retournements se résout à une différence de croissance entre les deux faces de la base de l'ébauche.

IV. — Aspect physiologique du problème.

Nous avons déjà indiqué que le premier retournement des ptérothèques s'effectue normalement au cours de l'avant-dernière mue larvaire (début du stade protonymphal), et le second lors de la mue imaginale. Ces mouvements se font donc à un stade bien déterminé, en relation avec un certain état de développement de l'organisme. Les observations et expériences que nous avons eu l'occasion de faire à propos des transplantations d'ébauches alaires mettent en lumière un certain nombre de faits d'ordre physiologique qui méritent d'être précisés.

1° Transplantations d'ébauches alaires sur une même espèce.

A. Greffons et porte-greffes sont du même âge. — Les Insectes utilisés sont soit *G. bimaculatus*, soit *G. campestris*. Les stades larvaires auxquels ont été faites les transplantations sont le 4^e ou le 5^e, tant pour le donneur que pour le récepteur.

a. CAS NORMAL. — Ce sont les expériences dont nous avons rendu compte plus haut en détail à propos de l'étude du mécanisme du retournement. Nous savons que, dans ce cas, les greffons muent synchroniquement avec l'hôte, qu'ils se retournent pour la première fois en même temps que les ptérothèques de l'hôte et qu'ils subissent en même temps la mue imaginale et leur second retournement. Il y a donc synchronisme parfait entre greffons et porte-greffes.

b. CAS ANORMAUX. — Dans les cas que nous allons relater et qui concernent des expériences du même type que les précédentes, le premier retournement s'est effectué normalement tant pour le greffon que pour le porte-greffe, mais, par la suite, des anomalies se sont produites dans le développement du porte-greffe :

Dans un premier cas, le porte-greffe évolue en *néoténique*, c'est-à-dire qu'il omet alors le dernier stade larvaire (1), et ses élytres et ailes prennent l'aspect imaginal. Le greffon évolue alors de la même façon, omet également une mue et se retourne pour la seconde fois en même temps que les organes alaires de son hôte.

Dans un second cas, qui ne s'est d'ailleurs produit qu'une seule fois (*G. campestris*), le porte-greffe a fait exceptionnellement une mue surnuméraire après le premier retournement de ses ptérothèques ; il en est résulté que ces dernières sont restées en position dorsale pendant trois stades au lieu de deux comme à l'accoutumée. Le greffon, qui s'était, une première fois, retourné en même temps que les ptérothèques de l'hôte, a suivi l'évolution de ce dernier et a fait également une mue surnuméraire de type larvaire, avant de prendre l'aspect imaginal en même temps que les élytres et les ailes du porte-greffe.

En résumé, dans ces cas spéciaux, le greffon a toujours adapté son rythme de développement à celui de l'hôte.

B. Greffons et porte-greffes sont d'âges différents. — *a.* LE GREFFON EST PLUS JEUNE QUE LE PORTE-GREFFE (expériences sur *G. campestris*).

Expériences. — Des greffons prélevés sur des larves au 4^e stade sont transplantés sur des larves au 5^e stade suivant la technique habituelle. Quinze transplantations ont été effectuées. Cinq greffons ont fait prise et se sont maintenus jusqu'au premier retournement. Deux Insectes seulement sont parvenus au stade imaginal.

Résultats. — Lorsque, arrivées au 9^e stade, les ptérothèques des récepteurs se sont retournées, les greffons, qui eux n'étaient qu'à leur 8^e stade et auraient dû normalement effectuer encore une mue avant de se retourner, se sont mis cependant en situation dorsale synchroniquement avec les ptérothèques de l'hôte. Les survivants ont effectué ensuite leur second retournement en même temps que l'hôte effectuait sa mue imaginale.

b. LE GREFFON EST PLUS AGÉ QUE LE PORTE-GREFFE (expériences sur *G. campestris*).

Expériences. — Des greffons prélevés sur des larves au 6^e stade sont transplantés sur des larves au 5^e stade. Quinze transplantations ont été effectuées. Six greffons ont fait prise et se sont maintenus jusqu'au premier retournement. Trois Insectes sont parvenus au stade imaginal.

Résultats. — Comme d'habitude, les porte-greffes ont retourné pour la première fois leurs ptérothèques au début du 9^e stade. Les greffons, parvenus alors au début de leur 10^e stade, ne se sont également retournés

(1) Voir p. 662.

qu'à ce moment, alors que logiquement ils auraient dû le faire un stade plus tôt s'ils étaient restés en place sur le donneur.

Le second retournement et la mue imaginale se sont ensuite déroulés synchroniquement pour les greffons et les porte-greffes.

Donc, ici encore, il y a toujours synchronisme parfait entre la mue du greffon et celle de son hôte et adaptation du mode de différenciation du greffon à celui des ptérothèques du porte-greffe. A première vue, l'allure du développement n'est donc pas, lorsque greffon et porte-greffe sont de même espèce, intrinsèque au greffon, mais dépend du milieu de l'hôte.

Ces résultats viennent confirmer ceux de plusieurs auteurs ayant réalisé des expériences identiques sur du matériel différent, notamment BODENSTEIN (1939), qui a transplanté des disques imaginaires de pattes antérieures de *Drosophiles* dans des larves de la même espèce et qui a observé aussi un développement synchrone du greffon et de son hôte.

2° Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires.

Pour les besoins de nos recherches, nous avons effectué (chap. III et V) un certain nombre de transplantations interspécifiques d'ébauches élytrales et alaires : *G. campestris* sur *G. bimaculatus* et *vice versa*. Il en sera rendu compte au cours de ces chapitres ; pour l'instant, nous ne retiendrons que les seuls faits qui concernent le retournement des ptérothèques.

A. Greffons et porte-greffes sont du même âge. — Expériences. — Donneurs et récepteurs sont au début du 4^e stade larvaire lors de la transplantation des ébauches. Nous ne devons pas oublier ici que *G. bimaculatus* a un stade larvaire de moins que *G. campestris* et qu'il effectue généralement le premier retournement au début du 8^e stade, alors que le même phénomène ne se produit, chez *G. campestris*, qu'au début du 9^e stade.

Résultats. — a. Le récepteur est *G. campestris* ; le greffon appartient à *G. bimaculatus*.

Le greffon mue synchroniquement avec l'hôte, mais se retourne pour la première fois, un stade avant que l'hôte ne retourne ses ptérothèques, c'est-à-dire lorsqu'il atteint son 8^e stade, alors que les ptérothèques de l'hôte sont encore en position latérale et ne deviendront dorsales qu'au stade suivant (début du 9^e stade). Par la suite, le second retournement du greffon s'effectue en même temps que celui de l'hôte, lors de la mue imaginale.

b. Le récepteur est *G. bimaculatus* ; le greffon appartient à *G. campestris*.

Le porte-greffe retourne ses ptérothèques lorsqu'il a atteint son 8^e stade larvaire ; mais nous avons vu au chapitre I qu'assez souvent aussi le premier retournement peut s'effectuer dès le 7^e stade, la mue imaginale survenant alors un stade plus tôt.

Dans tous les cas où le retournement s'est fait au 7^e stade, les greffons

ne se sont pas retournés et ne l'ont fait qu'au stade suivant (8^e stade pour le greffon et porte-greffe). Le second retournement s'est ensuite effectué en même temps pour les greffons et porte-greffes, lors de la mue imaginale.

Dans les cas où le retournement s'est fait normalement au 8^e stade chez *G. bimaculatus*, les greffons se sont tantôt retournés en même temps, tantôt un stade plus tard, c'est-à-dire lorsqu'ils ont atteint eux-mêmes leur 9^e stade, âge du retournement habituel chez *G. campestris*. Comme d'habitude, second retournement et mue imaginale se sont faits synchroniquement.

B. Greffons et porte-greffes sont d'âges différents. — Expériences. — Les larves de *G. bimaculatus* étaient au 3^e stade et celles de *G. campestris* au 4^e, ou celles de *G. bimaculatus* au 4^e et celles de *G. campestris* au 5^e; de cette façon, en tenant compte du développement plus rapide de *G. bimaculatus* (un stade de moins), les retournements des greffons et des porte-greffes devraient se faire en même temps.

Résultats. — a. Le récepteur est *G. campestris*; le greffon appartient à *G. bimaculatus*.

Le récepteur retourne ses ptérothèques lorsqu'il a atteint son 9^e stade. Les greffons, ayant alors atteint leur âge de retournement (8^e), se retournent simultanément avec les ptérothèques de l'hôte. Le second retournement et la mue imaginale du greffon et du porte-greffe sont également synchronisés.

b. Le récepteur est *G. bimaculatus*; le greffon appartient à *G. campestris*.

Si l'hôte retourne ses ptérothèques dès le 7^e stade, le greffon, qui n'est qu'à son 8^e stade, ne se retourne pas alors, mais seulement à la mue suivante.

Si l'hôte retourne ses ptérothèques au 8^e stade, le greffon, qui en est à son 9^e, se retourne simultanément.

Dans les deux cas, le second retournement et l'acquisition des caractères imaginaires se font en même temps.

3^e Analyse des résultats.

D'après ce qui précède, il est possible d'envisager l'existence de deux processus différents :

— l'un, qui concerne la mue seule; dans tous les cas, on observe la mue synchrone du greffon et du porte-greffe quels que soient leurs âges et leurs espèces respectifs; c'est le milieu intérieur de l'hôte qui commande les mues du greffon ;

— l'autre, qui concerne les retournements des ptérothèques et plus spécialement le premier retournement. Ce retournement se produit sous l'action d'un stimulus particulier, stimulus qui n'agit que lorsque les ptérothèques sont parvenues à un certain état de réceptivité, à un certain stade physiologique. Lorsque greffons et porte-greffes sont de même espèce,

le greffon accorde, comme pour la mue, son état de réceptivité à celui du porte-greffe, si bien que des greffons plus jeunes ou plus âgés que l'hôte se retournent cependant en même temps que les ptérothèques de l'hôte. Par contre, dans le cas de transplantation interspécifiques, le greffon conserve son type spécifique de retournement sans l'adapter à celui de l'hôte ; il en résulte, par exemple, que des greffons *bimaculatus* transplantés sur des larves *campestris* du même âge se retournent toujours lorsqu'ils ont atteint l'âge physiologique propre à leur espèce, c'est-à-dire un stade avant que l'hôte ne retourne ses propres ptérothèques. Par ailleurs, le fait que l'on a constaté, dans certains cas, le retournement de greffons *campestris* sur *bimaculatus*, alors qu'ils n'avaient atteint que leur 8^e stade, n'a rien de surprenant puisque l'on sait que, dans l'espèce *campestris*, le premier retournement peut parfois se produire dès le 8^e stade larvaire (Cf. chap. I).

Par la suite et dans tous les cas, greffons et porte-greffes synchronisent leur développement ; même dans le cas de transplantations interspécifiques. La mue imaginale et le second retournement s'opèrent alors toujours simultanément. Il s'agit ici du processus de réalisation des caractères imaginaires d'un type différent de celui d'évolution des caractères larvaires et pour lequel la spécificité de développement ne joue plus.

CHAPITRE III

LE DIMORPHISME SEXUEL DES ÉLYTRES

Chez les Gryllides comme chez de nombreux Insectes, on peut reconnaître un certain nombre de caractères variables d'un sexe à l'autre et dont l'ensemble constitue le dimorphisme sexuel. Outre certains caractères morphologiques frappants et sur lesquels nous allons revenir, il en est d'autres qui sont moins apparents et qui nécessitent une étude attentive ; M^{lle} G. COUSIN (1940-1941) a ainsi mis en évidence, chez les Grillons, des inégalités de proportion entre certains organes ou appendices et en a fait une étude biométrique précise. Nous nous bornerons, dans le cadre de ce travail, à la seule étude du dimorphisme sexuel portant sur les élytres et que l'on peut envisager sous deux aspects :

1° Dimorphisme caractéristique existant dans la morphologie de la nervation élytrale entre les mâles et les femelles, en rapport avec la formation d'un organe stridulant ;

2° La différence des longueurs relatives des élytres des mâles et des femelles, traduisant une différence dans les potentialités de développement et de croissance de ces appendices.

I. — Rappel des connaissances sur le dimorphisme sexuel des élytres.

1° *Le dimorphisme dans la nervation.* — Ce dimorphisme est bien connu et aisé à mettre en évidence, surtout si l'on s'adresse à des Gryllides typiques dont les élytres sont bien développés et munis, chez les mâles, d'un appareil sonore évolué (genre *Gryllus*, par exemple). Si nous le rappelons ici, ce n'est que dans le but de pouvoir discuter plus loin de certaines homologations de nervures qui nous ont semblé douteuses, bien que communément admises dans la plupart des ouvrages, mêmes récents.

En ce qui concerne les dénominations des nervures, celles-ci ont souvent fait l'objet de discussions au sujet de leurs synonymies. Désireux de ne pas entrer dans ces discussions qui ont souvent à l'origine soit une interprétation incomplète, soit un matériel d'étude plus ou moins propice, nous adopterons pour l'instant la terminologie la plus fréquemment usitée actuellement, notamment par SNODGRASS (1935) et par L. CHOPARD (1949).

Dans chacun des sexes (nous prendrons comme exemple ici *Gryllus bimaculatus* de GEER), les élytres ont la même disposition et comportent : une partie réfléchie le long des faces latérales du corps (*champ latéral* de DE SAUSSURE, 1870) et une partie à plat sur la face dorsale (*champ dorsal*

de DE SAUSSURE), ces deux plans se rejoignent sensiblement à angle droit, le long d'une charnière longitudinale formée par la nervure radiale.

La nervation de l'élytre de l'imago femelle (fig. 11, A) reste de type simple, primitif, et, si son interprétation peut sembler au premier abord assez délicate, en raison de l'existence de nombreuses petites nervures transversales qui créent une certaine confusion, elle est en réalité facile à comprendre, comme nous le verrons en étudiant sa genèse. On distingue notamment : une nervure *sous-costale* (*Sc*), émettant un certain nombre

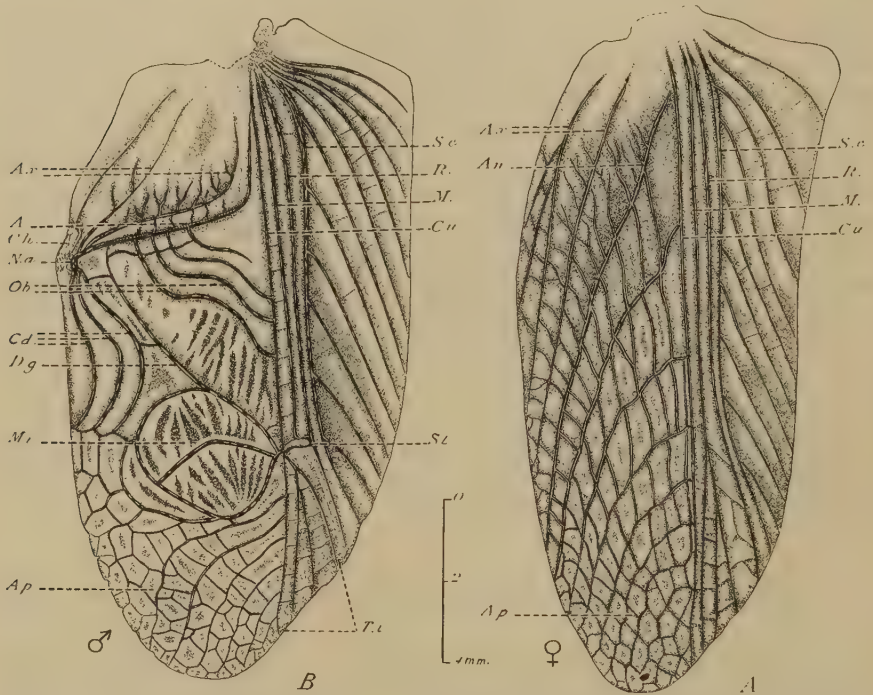


Fig. 11. — Nervation des élytres d'imagos : femelle (A) et mâle (B), de *G. bimaculatus* de Geer avec la terminologie jusqu'à présent admise ; *Sc*, sous-costale ; *R*, radiale ; *M*, médiane ; *Cu*, cubitale ; *An*, anale ; *Ax*, axillaires ; *St*, stigma ; *Ti*, triangle intercalé ; *A*, archet ; *Ch*, chanterelle ; *Na*, nœud anal ; *Ob*, obliques ; *Cd*, cordes ; *Dg*, diagonale ; *Mi*, miroir ; *Ap*, région apicale du champ dorsal.

de branches formant la nervation du champ latéral ; une nervure *radiale* (*R*), généralement simple et rectiligne, servant, comme nous l'avons dit, de charnière ; une nervure *médiane* (*M*), se divisant vers son extrémité apicale ; une nervure *cubitale* (*Cu*), donnant un certain nombre de branches dans le champ dorsal, et enfin plusieurs autres nervures considérées jusqu'à présent par les auteurs comme étant : la nervure *anale* (*An*) et les nervures *axillaires* (*Ax*), et dont nous conservons provisoirement ici la dénomination avant d'en discuter plus loin, lorsque nous aurons vu leur origine exacte.

L'élytre de l'imago mâle (fig. 11, B) possède une nervure *sous-costale* et une nervure *radiale* comparables à celles de la femelle. Sa nervure

médiane fait un coude brusque (le *stigma*, *St*) vers son tiers apical et se divise ensuite pour former avec la partie terminale de la *cubitale* le *triangle intercalé* (*Ti*), plus ou moins plissé en éventail au repos. Toute la nervation du champ dorsal, à l'exception de celle de la *zone apicale* (*Ap*), est différenciée en un appareil sonore à l'ensemble duquel DE SAUSSURE (*op. cit.*) a donné le nom de *tambour*. La partie essentielle de cet appareil sonore est constituée par une nervure sensiblement transversale, située dans le tiers basal de l'élytre à laquelle M. GOUREAU (1837) a donné le nom d'*archet* (*A*) et qu'il a identifiée à la nervure anale. Cette nervure est garnie sur sa face inférieure de nombreuses petites papilles chitinisées formant une « *crête stridulatoire* » (L. CHOPARD, 1949). L'*archet*, s'épaississant vers le bord interne de l'élytre par sa coalescence plus ou moins prononcée avec les nervures dites « *axillaires* », donne le *nœud anal* (*Na*). Les papilles chitinisées de l'*archet*, en frottant sur une petite crête chitinisée et épaissie, la *chanterelle* (*Ch*), de l'élytre opposé, provoquent les sons stridents caractéristiques du « chant » des grillons.

L'appareil sonore se complète d'un ensemble de nervures dont nous verrons plus loin l'origine et l'homologation comparativement à la nervation femelle, lors de l'étude de la différenciation des nervures dans les deux sexes. Ces éléments sont communément désignés sous le nom de : *cordes* (*Cd*), *obliques* (*Ob*), *diagonale* (*Dg*) ; enfin, il existe un espace arrondi, limité par des nervures : le *speculum* ou *miroir* (*Mi*).

La nervation de la région apicale de l'élytre n'est pas différenciée : elle est formée de quelques branches de la cubitale, reliées entre elles par des nervures transversales ; c'est d'ailleurs cette région qui tend toujours le plus à s'atrophier et même à disparaître dans la plupart des espèces qui ont tendance à la brachélytrie.

2° Le dimorphisme dans la longueur relative des élytres des mâles et des femelles. — Une

étude attentive montrerait que, dans la plupart des espèces de Gryllides, les longueurs comparées des élytres des imagos des deux sexes diffèrent quelque peu, non seulement en valeur absolue, mais aussi relativement à la longueur totale du corps, celle-ci étant d'ailleurs sensiblement la

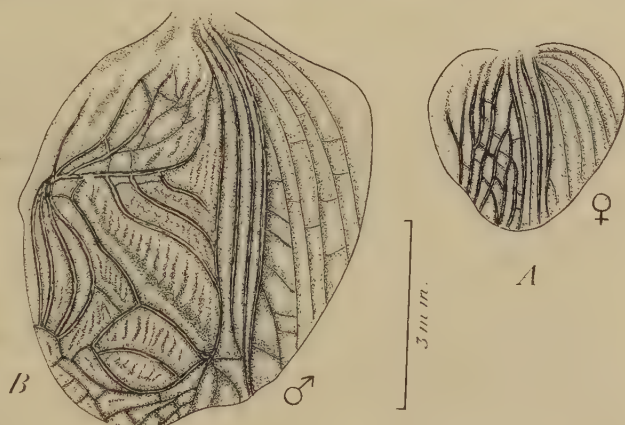


Fig. 12. — Représentation à la même échelle d'un élytre droit de femelle (*A*) et d'un élytre droit de mâle (*B*) de *Gryllopsis hebraeus* Sauss., montrant le dimorphisme dans la nervation et dans la longueur.

même dans les deux sexes. Si ceci n'est toutefois que peu appréciable dans certains genres (*Gryllus*, *Acheta*, par exemple), chez d'autres, par contre (*Eugryllodes*, *Gryllopsis*), la différence de croissance entre les élytres du mâle et ceux de la femelle est telle qu'elle constitue un caractère très apparent de dimorphisme sexuel. La figure 12, A et B, en fournit un exemple particulièrement caractéristique chez *Gryllopsis hebraeus* de Saussure, espèce dont le mâle, jusqu'ici inconnu, a été récemment décrit par nous-même (R. SELLIER, 1951). On remarquera, outre le dimorphisme habituel dans la nervation, la différence entre les longueurs de deux élytres figurés à la même échelle. Celui du mâle, quoique déjà réduit, comme le montre le peu d'extension de la région apicale, est cependant comparativement beaucoup plus développé que celui de la femelle, chez laquelle il est lobiforme, n'atteignant chez celle-ci qu'une longueur moyenne de 3 millimètres, contre 7^{mm},5 chez celui-là, la longueur totale du corps étant en moyenne de 18 millimètres dans l'un et l'autre sexe (1).

Ce second aspect du dimorphisme sexuel, qui fait intervenir la notion de croissance, n'est pas négligeable, et nous aborderons son étude expérimentale dans la dernière partie de ce chapitre.

II. — Recherches sur la morphogenèse de la nervation élytrale. Différenciation du dimorphisme sexuel.

1. — GÉNÉRALITÉS.

L'aspect du dimorphisme dans la nervation élytrale ayant été rappelé au paragraphe précédent, il est intéressant d'étudier sa différenciation au cours de la croissance des ébauches alaires, afin d'homologuer, aussi exactement que possible, les nervures dans l'un et l'autre sexe et de déterminer leur origine exacte. Quelques auteurs ont déjà tenté une étude comparative, afin de procéder à une homologation, les uns en comparant directement les nervures des imagos mâles à celles des imagos femelles (GOUREAU, *op. cit.* ; DE SAUSSURE, *op. cit.*), d'autres (L. CHOPARD, 1935) en s'adressant uniquement à des imagos mâles et en les comparant entre eux, partant pour cela d'espèces où l'appareil sonore est à peine différencié et où il peut donc être plus facilement assimilé à la nervation d'un élytre femelle [*Orthoxipha atriceps* de Saussure, *Amusingus speculifer* Chopard (fig. 13), par exemple], pour aboutir aux formes où la différenciation du tambour est poussée à l'extrême (les espèces du genre *Gryllus*, par exemple).

Ces procédés qui n'étudient que les Insectes adultes peuvent être, à notre avis, la cause d'erreurs, car il n'est pas toujours aisé de suivre jusqu'à leur origine les différentes nervures, celles-ci s'estompant toujours, plus ou

(1) Valeurs obtenues en faisant la moyenne des mesures effectuées sur 25 individus de chaque sexe.

moins suivant les espèces, à la base de l'élytre qui, s'épaississant, diminue d'autant le relief des nervures.

Bien préférable semble la méthode employée notamment par COMSTOCK et NEEDHAM (1898-1899) dans leurs travaux sur les homologues de la nervation alaire chez les Insectes et par H. BECK (1919) dans ses recherches sur le développement des nervures des ailes chez la Blatte *Phyllodromia germanica* L. Ces auteurs partent de l'étude de la disposition des trachées des ébauches alaires aux stades larvaires (dernier stade généralement pour COMSTOCK et NEEDHAM, et à tous les stades pour BECK). On peut, en effet, admettre que les trachées larvaires préfigurent les nervures des ailes des adultes puisque, chez ces derniers, les nervures ne sont que des replis chitineux contenant les trachées.

Parmi d'autres auteurs ayant également plus ou moins utilisé l'étude des trachées, pour la compréhension de la nervation alaire dans différents groupes d'Insectes, nous citerons : ADOLPH (1880), BRAUER et REDTENBACHER (1888), GONIN (1894), ANDAR (1938) et, tout récemment, SMART (1950) sur *Periplaneta americana* L.

Partant de cette méthode, nous avons étudié la trachéisation des élytres et l'avons suivie dans les deux sexes depuis les stades larvaires précoces jusque chez l'imago. Les observations rapportées plus loin ont été effectuées sur *Gryllus bimaculatus* de Geer et accessoirement *Acheta domestica* L.

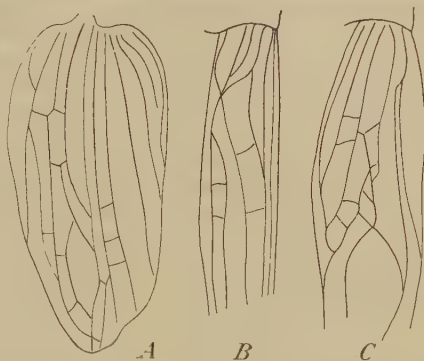


Fig. 13. — Élytres mâles de Gryllides chez lesquels la nervation est très peu évoluée et encore relativement proche du type femelle. A, *Amusurgus speculifer* Chop. ; B, *Orthoxipha atriceps* Sauss., base de l'élytre droit ; C, *Amusurgus oedemeroïdes* Walk., base de l'élytre droit. (Les trois figures d'après L. CHOPARD, 1935.)

2. — TECHNIQUES D'ÉTUDE DES TRACHÉES.

Différentes techniques ont été préconisées pour la mise en évidence et l'étude des trachées chez les Insectes.

COMSTOCK et NEEDHAM (*op. cit.*) observent les ailes dans le formol à 4 p. 100 et les montent à la glycérine.

R. PATAY (1939), étudiant le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say), immerge l'Insecte dans une solution chloroformique de rouge Soudan ou de violet-dahlia et soumet l'ensemble, sous la cloche à vide, à une série de décompressions coupées de brusques retours à la pression normale. Le colorant pénètre ainsi jusqu'aux plus fines trachées.

C. PANTIN (1948) préconise de plonger l'Insecte récemment tué dans une solution saturée de noir Soudan dans un mélange à parties égales d'huile d'olive et de kérosène (1). Le liquide coloré pénètre dans les trachées en déplaçant l'air.

(1) Le nom de kérosène est parfois attribué à différents carbures d'hydrogène. Il est compris ici comme étant un mélange de décane ($C_{10}H_{22}$) et d'hexadécane ($C_{16}H_{34}$) (L. PAULING, 1948).

Comme nous l'avons constaté, après les avoir essayées, ces diverses techniques, bien que donnant des résultats, présentent de sérieux inconvénients en ce qui concerne la conservation des préparations. Aussi, nous avons adopté ici la technique de WIGGLESWORTH (1950), basée sur l'imprégnation des trachées par le naphtéate de cobalt et sa transformation en sulfure insoluble ; nous n'y avons apporté pour les besoins particuliers de nos recherches que de très légères modifications de détails techniques.

Nous avons toujours utilisé les Insectes immédiatement après une mue alors que les élytres ou leurs ébauches, pour les larves, quoique déjà parfaitement étalées, sont encore incolores, ce qui évite de les dépigmenter par la suite pour mettre les trachées en évidence. Les Insectes anesthésiés sont plongés dans un tube de verre et maintenus au fond par une rondelle de toile métallique. Le tube est ensuite au trois quarts rempli d'une solution de 20 p. 100 de naphtéate de cobalt (1) commercial dans du pétrole ordinaire et porté sous la cloche à vide ; puis l'ensemble est soumis à une série de décompressions et de retours brusques à la pression normale ; l'air est ainsi chassé des trachées et remplacé par la solution de naphtéate de cobalt. A la fin de l'opération, l'Insecte est retiré du tube et lavé rapidement, à plusieurs reprises, dans du pétrole pur, puis plongé dans un tube contenant du pétrole saturé d'hydrogène sulfuré, dans lequel on fait barboter un courant d'hydrogène sulfuré pendant environ deux heures (pour un insecte de la grosseur d'un Grillon). Le naphtéate est réduit en sulfure noir et insoluble. Après cette opération, les élytres sont détachés à leur base, brossés avec un pinceau fin pour enlever les parcelles de sulfure de cobalt qui ont pu se déposer en surface, lavés à l'alcool à 70° et montés au baume après passage de quelques heures dans le benzoate de méthyle, qui achève de déshydrater et éclaircit la pièce. A l'examen, les trachées apparaissent en noir opaque sur fond transparent.

3. — DIFFÉRENCIATION DES NERVURES D'APRÈS L'ÉTUDE DES TRACHÉES.

A. Examen des élytres imaginaires. — Si nous observons les trachées des élytres des imagos femelles (fig. 14, A) et mâles (fig. 14, B) de *G. bimaculatus* étudié ici, nous constatons que les représentations graphiques des trachées sont superposables à celles des nervures (fig. 11, A et B) en notant toutefois l'absence des trachées dans les nervures transversales de la zone apicale (2). Nous attribuerons donc aux trachées les mêmes dénominations qu'aux nervures correspondantes, soit pour les quatre troncs longitudinaux principaux : sous-costale, radiale, médiane et cubitale. Nous remarquerons aussi, dès maintenant, que, dans les deux sexes, la nervure considérée par les auteurs comme étant l'*anale* (*An*, fig. 11, A) et qui, chez le mâle, donne l'*archet* (A, fig. 11, B) possède une trachée qui n'est en réalité qu'une branche postérieure de la cubitale ; nous nommerons cette branche, au moins provisoirement, tant chez la femelle que chez le mâle : *Cu p1* (fig. 14, A et B). Il s'ensuit que la nervure dite anale ne serait qu'une branche de la cubitale, ce qui est malaisé d'observer d'après le seul examen de la nervation imaginale, puisque cette branche s'estompe dans l'épaisseur

(1) Nous adressons nos remerciements aux Établissements BILLAULT, de Paris, et BRITISH DRUG HOUSES Ltd., de Dorset, qui nous ont fourni à titre gracieux des échantillons de naphtéate de cobalt, actuellement difficile à se procurer en France.

(2) Il est à noter qu'il ne s'agit que des trachées et non des trachéoles non mises en évidence ici. Ces dernières sont très nombreuses et forment, indépendamment des nervures, un véritable réseau très serré sur toute la surface et dans toute l'épaisseur de l'élytre.

de la base de l'élytre avant de se joindre à la cubitale. Toutefois, nous ne pourrions affirmer ceci qu'après avoir suivi l'évolution larvaire des ébauches élytrales, qui nous indiquera si la jonction, à la base, des deux troncs trachéens (*Cu* et *Cu p1*) est primitive ou si elle ne s'opère que secondairement au cours du développement larvaire.

Nous remarquerons, en outre, et pour les mêmes raisons, que les nervures

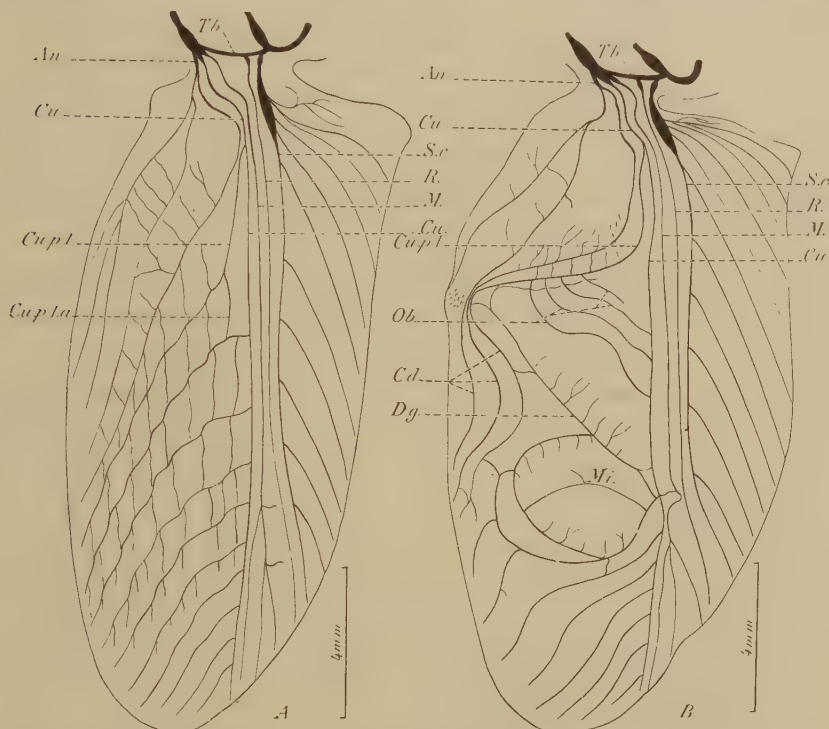


Fig. 14. — *G. bimaculatus* : A, trachées dans un élytre imaginal droit de femelle ; B, trachées dans un élytre imaginal droit de mâle ; voir les explications dans le texte.

dites axillaires (*Ax*, fig. 11, A et B) ne seraient que les différentes branches d'une base commune qui, elle, serait la véritable anale (*An*, fig. 14, A et B).

B. Étude des stades larvaires. — L'étude des trachées des ébauches élytrales chez les larves va nous permettre de mettre en évidence, d'une façon précise, à la fois l'origine des différentes nervures et la différenciation du dimorphisme sexuel.

Nous avons figuré ci-dessous l'évolution des trachées de l'ébauche élytrale à partir du troisième stade larvaire.

Troisième stade. — A ce stade (fig. 15), l'ébauche est encore très petite et se présente comme un simple repli latéral du tégument mésothoracique. A sa base existe un tronc trachéen longitudinal situé à la limite de l'ébauche élytrale proprement dite et du mésothorax. Ce tronc, qui a été

observé par ailleurs chez d'autres Insectes, notamment par ANDER (1938),



Fig. 15. — *G. bimaculatus* : ébauche d'élytre droit au 3^e stade larvaire ; même aspect chez le mâle et la femelle ; voir dans le texte les explications des lettres désignant les trachées.

CARPENTIER (1927) et BECK (*op. cit.*), que nous nommerons le « tronc basal » (*Tb*), aboutit à ses extrémités dans des trachées (figurées en blanc sur les schémas) qui descendent verticalement sur la face interne du mésothorax, le long des pleures, jusque dans la région ventrale, où elles s'anastomosent avec d'autres troncs trachéens. Cette disposition trachéenne basale est constante et se retrouve à tous les stades larvaires, (aussi bien que chez l'imago

(fig. 14, A et B). Le tronc basal donne naissance à un certain nombre de trachées qui pénètrent dans l'ébauche et indiquent déjà les futures nervures.

Remarquons qu'à ce stade la trachéisation de l'ébauche de l'élytre

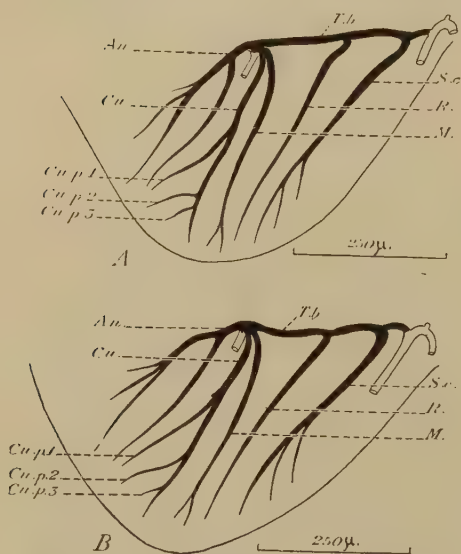


Fig. 16. — *G. bimaculatus* : ébauches d'élytres droits au 4^e stade larvaire ; même aspect chez la femelle (A) que chez le mâle (B) ; voir les explications dans le texte.

Fig. 17. — *G. bimaculatus* : ébauches d'élytres droits au 5^e stade larvaire ; A, femelle ; B, mâle ; apparition du 1^{er} indice du dimorphisme sexuel ; voir les explications dans le texte.

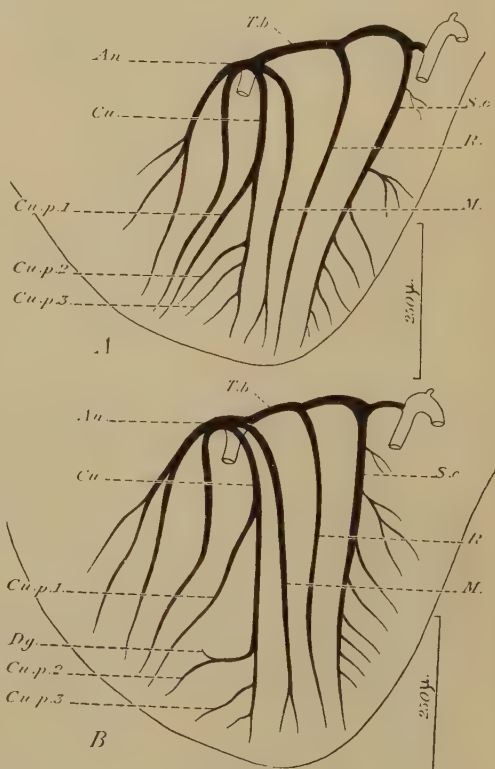


Fig. 17.

est rigoureusement la même pour les deux sexes ; il n'existe encore aucun dimorphisme.

Les trachées mises en évidence sont les suivantes : la sous-costale (*Sc*), la radiale (*R*), la médiane (*M*), la cubitale (*Cu*), avec déjà les deux branches postérieures : *Cu p1* et *Cu p2*, et enfin l'anale (*An*), présentant déjà plusieurs branches.

Quatrième stade. —

L'aspect est encore le même dans les deux sexes (fig. 16, A; fig. 16, B). La sous-costale émet des rameaux pour le futur champ latéral de l'élytre, et une troisième branche (*Cu p3*) apparaît sur la cubitale.

Cinquième stade. —

Les premiers indices du dimorphisme sexuel apparaissent ; tandis que, chez la femelle (fig. 17, A), la sous-costale et la cubitale continuent à se ramifier, chez le mâle (fig. 17, B), outre une ramification analogue de ces mêmes nervures, on remarque l'apparition sur *Cu p2* d'un petit rameau dressé (*Dg*) qui, comme le montrera la suite du développement, est l'ébauche de la future diagonale de l'imago mâle. C'est là la première manifestation du dimorphisme qui, chez *G. campestris*, n'apparaît qu'un peu plus tard, au 6^e stade.

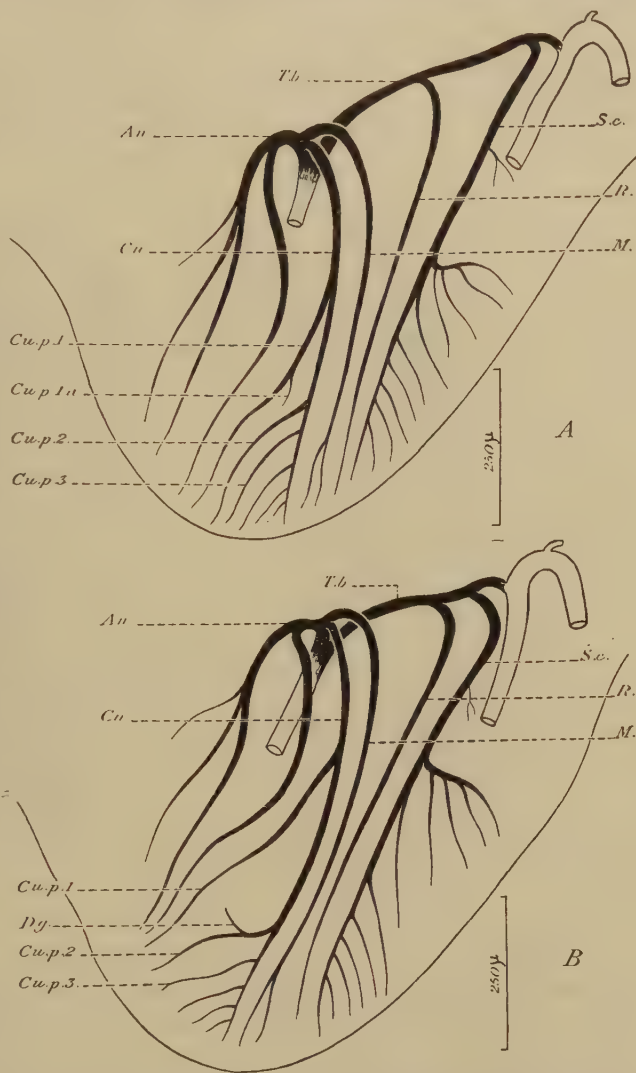


Fig. 18. — *G. bimaculatus* : ébauches d'élytres droits au 6^e stade larvaire ; A, femelle ; B, mâle ; voir les explications dans le texte.

Sixième stade. — Les nervures sont maintenant extérieurement visibles à la surface de l'ébauche et les trachées y sont contenues. Dans les deux sexes, la sous-costale et la cubitale se ramifient encore. Chez le mâle

(fig. 18, B), le rameau (*Dg*) s'accroît ; chez la femelle (fig. 18, A), un petit rameau *Cu p1a* apparaît sur *Cu p1* ; il n'est en aucun cas l'homologue du *Dg* mâle et, chez l'imago femelle, il ne donnera qu'une nervure banale (fig. 14, A).

Septième stade. — La disposition reste la même qu'au stade précédent, avec toutefois un accroissement des dimensions de tous les éléments, corrélatif de l'accroissement général de la taille de la larve.

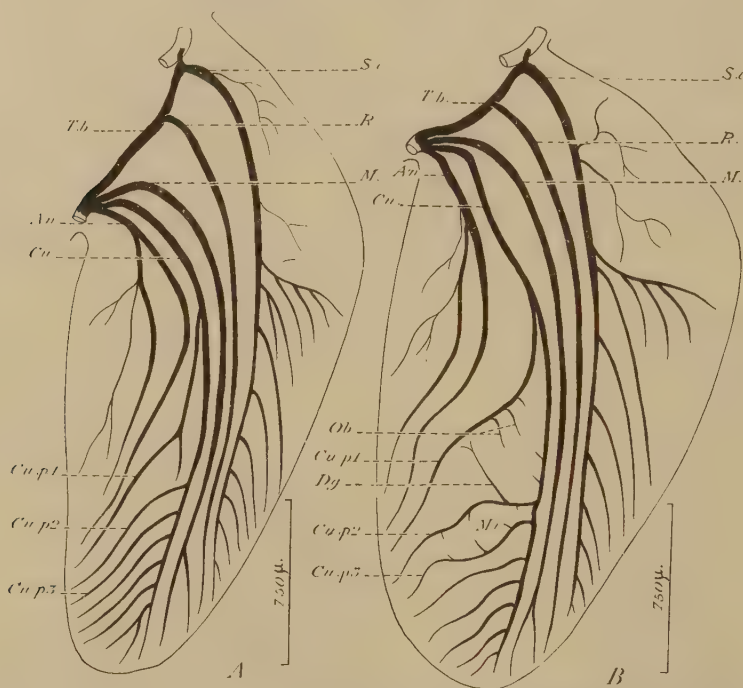


Fig. 19. — *G. bimaculatus* : ébauches d'élytres femelle (A) et mâle (B) à l'avant-dernier stade larvaire ; voir les explications dans le texte.

Huitième stade. — Ici se produit le retournement des ptérothèques, qui, de latérales, deviennent dorsales, suivant le processus que nous avons précisé au chapitre II (1). A ce stade, le dimorphisme sexuel s'accroît brusquement ; tandis que, dans l'ébauche femelle (fig. 19, A), l'évolution se poursuit normalement, dans l'ébauche mâle (fig. 19, B), on voit *Cu p1* s'infléchir brusquement et tendre à s'orienter horizontalement ; elle émet des petits rameaux (*ob*), indices des futures obliques ; *Dg* s'allonge ; *Cu p2* et *Cu p3* s'incurvent en sens inverse l'une de l'autre, émettant vers l'intérieur de l'espace arrondi qu'elles délimitent de petites branches

(1) Logiquement, nous aurions dû inverser ici l'orientation des schémas pour l'inverser à nouveau à la mue imaginale ; ce n'est que pour simplifier la compréhension des figures que nous conservons l'orientation primitive.

qui s'accroissent ensuite ; cet ensemble indique déjà la formation du miroir (*Mi*).

Neuvième stade. — C'est le stade pré-imaginal.

L'évolution normale se poursuit chez la femelle (fig. 20, A). Chez le mâle (fig. 20, B), la formation du tambour se précise : indices de la formation du nœud anal (*N a*) par le rapprochement de *Cu p1* et de deux

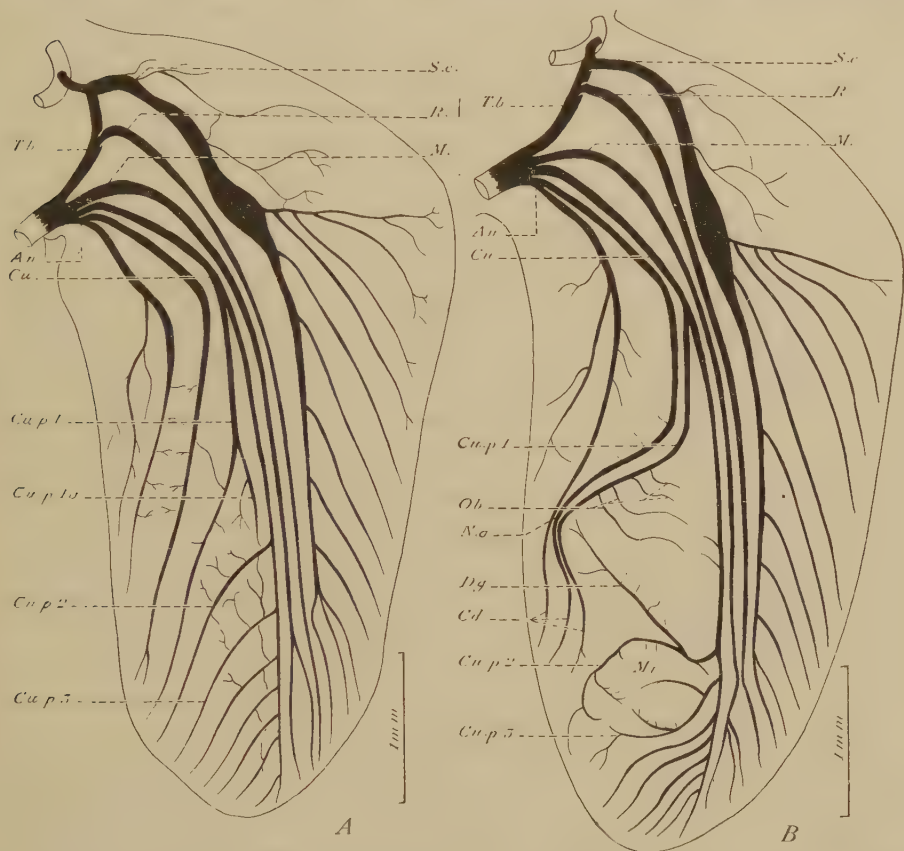


Fig. 20. — *G. bimaculatus* : A, ébauche d'élytre femelle au dernier stade larvaire ; B, ébauche d'élytre mâle au dernier stade larvaire ; voir les explications dans le texte.

branches de l'anale vers le bord de l'élytre, ces trois branches indiquant ensuite l'ébauche des cordes (*cd*) ; allongement des *ob* et de *Dg* ; accentuation de la formation du miroir (*Mi*) par *Cu p2* et *Cu p3* et leurs rameaux secondaires.

Dixième stade (stade imaginal). — Chez l'imago, le système trachéen élytral, et, partant, la nervation qui lui est, comme on l'a vu, superposable, s'est maintenant complètement constitué, et le dimorphisme sexuel bien différencié. On retrouve alors les figures 14, A et B, et 11, A et B.

REMARQUE. — Il est à noter que, dans la figure 14, A et B, l'élytre est supposé avoir été étalé d'abord latéralement et horizontalement par rapport à l'axe antéro-postérieur du corps de l'Insecte, puis redressé verticalement dans le prolongement des pleures. En réalité, dans la situation normale de l'élytre imaginal, c'est-à-dire étalé à plat sur le dos dans le sens antéro-postérieur, les trachées subissent à la base une torsion importante que, pour ne pas compliquer l'interprétation de la figure 14, A et B, nous n'avons pas représentée, mais que nous schématisons par ailleurs (fig. 21),



Fig. 21. — Torsion des trachées au niveau de l'insertion d'un élytre droit, vue par la face interne ; Tb, tronc basal ; S.c, sous-costale ; R, radiale ; M, médiane ; Cu, cubitale ; Cu p1, première branche postérieure de la cubitale ; An, anale.

afin de donner une idée exacte de l'aspect des trachées au niveau de l'articulation de l'élytre.

4. — DISCUSSION DES RÉSULTATS OBTENUS ET CONCLUSION.

De ce qui précède, nous retiendrons un certain nombre de faits mis en évidence ; tout d'abord, en ce qui concerne la nervation et sa différenciation, la partie principale de l'appareil sonore du mâle, c'est-à-dire l'archet, n'est pas, comme il était couramment admis jusqu'ici, la nervure anale, mais bien une branche postérieure de la cubitale, que nous avons dénommée *Cu p1* pour indiquer la première branche postérieure apparue sur la cubitale au cours des stades précoces du développement larvaire ; nous avons aussi nommé *Cu p2*, *Cu p3*, etc., les autres branches postérieures de la cubitale au fur et à mesure de leur différenciation.

L'étude des stades larvaires nous a montré que la jonction de la cubitale et de *Cu p1* existe dès les plus jeunes stades et que leur base commune, primitivement très longue, indique qu'il ne s'agit pas d'un simple rapprochement, près du tronc basal, de l'« anale » des auteurs et de la cubitale. Chez la femelle et pour les mêmes raisons, la nervure considérée comme

l'anale n'est également, comme le montrent les figures, qu'une branche de la cubitale.

De ceci, il découle que les nervures considérées comme étant les axillaires ne sont, en réalité, que différents rameaux de la véritable nervure anale, à base unique et se ramifiant assez près du tronc basal ; tout au plus, la branche la plus interne (la plus proche de *Cu p1*) qui se détache des autres, généralement très près de la base, pourrait-elle être dénommée *première anale* (1) et les autres *seconde* et *troisième anales*. Les dénominations erronées de ces nervures, notamment l'archet assimilé à l'anale par GOUREAU (*op. cit.*), seraient dues, comme nous l'avons précédemment indiqué, à l'épaississement de la base de l'élytre, où il est malaisé de suivre les nervures jusqu'à leur origine.

COMSTOCK et NEEDHAM (*op. cit.*) ont donné une figure relative au seul dernier stade larvaire d'un autre Grillon assez spécial (*Ecanthus* sp.) qui semble confirmer ce qui précède, mais ces auteurs n'ont pas fait remonter leurs observations jusqu'à des stades larvaires assez précoces, pour retrouver l'origine des différentes nervures. Au début de ce chapitre, nous avons indiqué, sur la figure 11, A et B, les dénominations habituellement admises par les auteurs ; il conviendrait donc de corriger ces indications en les comparant à celles de la figure 14, A et B, tenant compte de nos observations et donnant notre interprétation nouvelle, et de remplacer, par conséquent, les indications *Ax* (axillaires) par *An* (anale), d'une part, et *An* (fig. 11, A) et *A* (fig. 11, B) par *Cu p1* (première branche postérieure de la cubitale), d'autre part.

Par ailleurs, la suite des figures et leur aboutissement (fig. 14, B) montrent que, chez le mâle, les cordes sont formées, d'une part, par le prolongement de *Cu p1* (archet), pour la corde la plus interne, et, d'autre part, par deux branches de l'anale, pour les cordes les plus externes. A ce sujet, il était également admis (L. CHOPARD, 1935, 1949) que l'archet se prolongeait non pour donner la corde interne, mais la diagonale (*Dg*). En fait, l'étude du développement larvaire nous permet aussi de préciser que la diagonale provient d'un rameau, *Cu p2*, de la cubitale qui remonte à la rencontre de l'archet, mais qui n'en dérive pas. Enfin le miroir, tout entier, est formé par les deux rameaux *Cu p2* et *Cu p3* de la cubitale.

En résumé, la nervure qui joue le plus grand rôle dans la formation de l'appareil sonore des Grillons mâles est la nervure cubitale, puisque, à elle seule, elle donne l'organe principal (archet) et les autres parties accessoires du tambour : obliques, diagonale, une corde et le miroir (2).

(1) Certains auteurs, notamment SMART (1950) à la suite de SNODGRASS (1935), ont dénommé cette nervure : postcubitale, se basant sur le fait que, dans l'aile fonctionnelle de l'imago, en raison de sa situation par rapport aux sclérites de l'articulation, elle se rapproche davantage de la région cubitale que de la région anale ; mais, si l'on considère plus spécialement le développement des nervures, en partant de leur origine et en remontant jusqu'aux plus jeunes stades du développement, il n'est pas douteux qu'il s'agit bien d'une nervure anale.

(2) Ces résultats, antérieurement publiés en note préliminaire (R. SELLIER, 1952), se sont par ailleurs trouvés confirmés dans un travail récent (J. ROY-NOËL, Contribution à l'étude de l'appareil musical des Orthoptères ensifères *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11^e série, 1954, p. 65-83).

En ce qui concerne plus spécialement le dimorphisme sexuel existant dans la nervation des élytres, les observations précédentes permettent d'affirmer que ce dimorphisme n'est pas primitif, mais qu'il n'apparaît que secondairement au cours du développement larvaire, à un stade plus ou moins avancé suivant les espèces (5^e stade chez *G. bimaculatus*, 6^e stade chez *G. campestris*), les ébauches élytrales étant identiques dans les plus

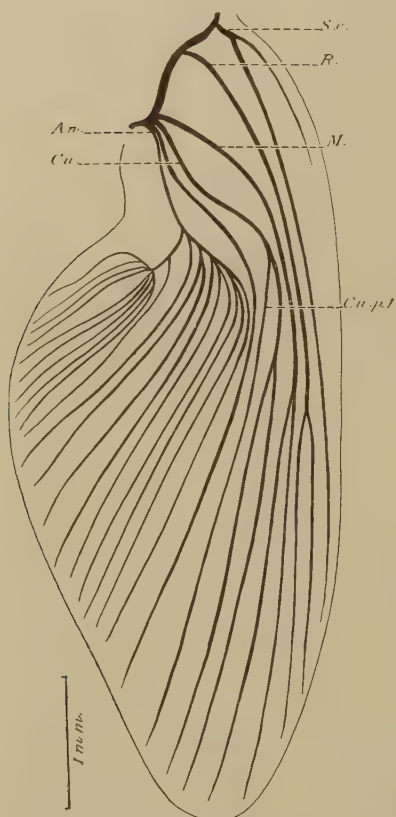


Fig. 22.

Fig. 22. — *G. bimaculatus* : ébauche de l'aile au dernier stade larvaire ; mêmes indications que précédemment, voir les explications dans le texte.

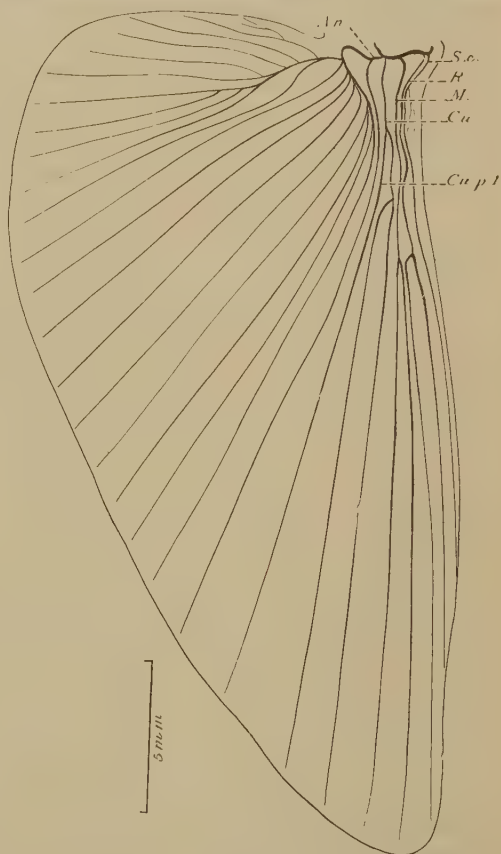


Fig. 23.

Fig. 23. — *G. bimaculatus* : aile imaginaire ; voir les explications dans le texte.

jeunes stades. Cette observation nous permettra d'aborder d'une façon plus précise, dans la dernière partie de ce chapitre, l'étude expérimentale du déterminisme du dimorphisme sexuel.

Terminons en disant qu'une étude comparée effectuée par les mêmes techniques, sur différents Orthoptères ensifères Tettigonides, notamment *Tettigonia viridissima* L., chez lesquels l'appareil sonore est localisé à la base de l'élytre des mâles, nous a permis de constater que, dans ses grandes lignes, la différenciation de la nervation est comparable à ce qu'elle est

chez les Gryllides et que, principalement, l'archet est ici encore formé par la branche *Cu p1* de la nervure cubitale.

5. — APPENDICE.

Nous croyons utile de schématiser ici, comparativement à celle des élytres, la nervation de l'aile (d'après les trachées) empruntée également à *G. bimaculatus*. Les figures 22 (dernier stade larvaire) et 23 (stade imaginal) montrent l'origine des différentes nervures et leurs ramifications ; on notera ici encore l'existence d'une branche importante (*Cu p¹*) de la cubitale et d'une anale très ramifiée, dont la première branche se sépare des autres, très près de la base.

III. — Essai expérimental sur le déterminisme du dimorphisme sexuel des élytres.

1. — GÉNÉRALITÉS.

Le problème du déterminisme du dimorphisme sexuel des Insectes a suscité, depuis longtemps déjà, un certain nombre de travaux que l'on peut classer en deux catégories principales, suivant que leurs auteurs se sont attachés à rechercher, par analogie avec les Vertébrés, l'action possible des glandes génitales sur les caractères sexuels somatiques ou bien à étudier seulement l'action du métabolisme général sur ces mêmes caractères. Bien que la plupart de ces travaux soient maintenant bien connus, nous en dirons cependant quelques mots, la seconde catégorie nous intéressant d'ailleurs davantage que la première.

A. Travaux relatifs à l'action des gonades (castration et transplantations). — A la suite d'OUDEMANS (1897), de nombreux expérimentateurs ont castré des Insectes à des stades plus ou moins précoces de leur développement. KELLOG (1904), PRELL (1915) et surtout S. KOPEC (1908-1910, 1911, 1913) ont fait porter leurs recherches sur des larves de Lépidoptères : *Bombyx mori* L., *Cosmotriche potatoria* L. et *Lymantria dispar* L., cette dernière espèce présentant un dimorphisme sexuel particulièrement accentué. REGEN (1910) a castré des larves de Grillons (*G. campestris* L.), expériences reprises par nous-même dans un autre but, comme nous le verrons par la suite. D'autres auteurs : HEGNER (1908-1914), sur *Leptinotarsa*, et GEIGY (1928), sur *Musca domestica* L., sont parvenus à détruire dans l'œuf, les cellules germinales primitives, réalisant ainsi une castration très précoce.

D'autre part, des expériences de castration suivies de transplantations hétérologues de glandes génitales ont été réalisées sur des chenilles, principalement par MEISENHEIMER (1907, 1910), KOPEC (1911), KLATT (1919), KOLLER (1929).

Seul, PRELL (*op. cit.*) aurait obtenu, après castration sur *Cosmotriche*

potatoria, de très légères variations dans la coloration des ailes des Papillons, et seulement chez les mâles; mais, ici, le rôle des facteurs externes est mal défini.

D'une façon générale, il a été constaté que les expériences de castration suivies ou non de greffes hétérologues de gonades sont restées absolument sans action sur les caractères sexuels secondaires, qui sont apparus normaux chez les Insectes adultes. A la suite de toutes ces expériences, il est donc aujourd'hui admis que les gonades n'exercent chez les Insectes aucune action sur le soma.

B. Travaux relatifs à l'action possible du métabolisme général sur les caractères sexuels secondaires. — Le milieu intérieur ayant souvent, chez les Insectes, une composition différente d'un sexe à l'autre, il est séduisant de penser à une action possible du métabolisme sur les caractères sexuels somatiques, d'autant plus que, chez d'autres Invertébrés, des observations et des expériences très concluantes ont été réalisées dans ce sens; citons, notamment, les travaux de SMITH (1910-1911) sur les Crabes et de M. AVEL (1929) sur les Lombriciens, qui ont prouvé que les caractères sexuels somatiques de ces organismes sont sous la dépendance de leur métabolisme général.

En fait, chez les Insectes, peu d'expériences ont, jusqu'à présent, été réalisées dans ce but. Citons les essais sans résultats, de transfusion de sang réalisés par KOPEC (1911) et les expériences plus importantes et plus récentes de KOPEC (1923) sur *Lymantria dispar* L. et de PAUL (1937) sur *Orgyia antiqua* L. Ces auteurs ont effectué des greffes croisées d'un sexe sur l'autre d'ébauches d'appendices présentant un dimorphisme chez l'adulte (ici, les disques imaginaires des ailes), dans le but de vérifier, pour le premier, la spécificité sexuelle des pigments alaires et, pour le second, surtout la morphologie générale de l'aile, celle-ci étant très réduite chez la femelle et, par contre, bien développée chez le mâle d'*Orgyia antiqua*.

PAUL, en transplantant sur des chenilles mâles d'*Orgyia* des disques imaginaires d'ailes femelles, aurait obtenu, mais sans réciprocité, un régénérat d'aile mâle en sectionnant le greffon femelle après sa prise. Nous discuterons plus loin des résultats. KOPEC, par contre, a pu constater que des disques imaginaires d'ailes mâles greffés sur des chenilles femelles, après excision de leurs propres disques imaginaires, s'étaient développés, après la mue imaginaire, en ailes typiquement mâles et n'avaient, par conséquent, pas été influencés par le porte-greffe de sexe opposé.

2. — RECHERCHES PERSONNELLES.

A. BUT. — On peut objecter à KOPEC, outre le petit nombre de réussites opératoires ne permettant pas de conclure en toute certitude (2 imagos obtenues seulement avec prise du greffon, sur 120 transplantations effectuées), le fait que ses expériences ont été faites à un stade trop avancé

du développement (début du dernier stade larvaire), alors que l'on peut supposer que la différenciation sexuelle est déjà définitive.

Les expériences de PAUL et celles de KOPEC étant à notre connaissance les seules de ce type réalisées actuellement et sur des Insectes holométa-boles, il nous a paru intéressant d'effectuer des recherches analogues sur les Orthoptères, opérant ainsi sur des Insectes hétérométaboles, et de faire porter nos expériences sur un plus grand nombre d'Insectes à différents stades larvaires, notamment à des stades très précoces du développement, ceci dans le but de confirmer ou d'infirmer les conclusions de KOPEC.

*
* * *

B. TECHNIQUES. — Nos expériences ont consisté en échanges par transplantations unilatérales d'ébauches d'élytres de sexes différents.

Des couples de larves de sexes différents, mais de même âge, du type A (σ) b (φ) — B (φ) a (σ) (1), réciproquement donneurs et récepteurs, ont été constitués et isolés.

L'opération est, par elle-même, relativement facile à réaliser. Les Insectes sont anesthésiés aux vapeurs d'éther. Lorsque l'anesthésie est suffisante, l'Insecte est disposé à plat, la face ventrale contre une lamelle de liège sous la loupe binoculaire, et maintenu, au niveau du pronotum, à l'aide d'une pince souple tenue de la main gauche. L'ébauche de l'élytre gauche (2) est rapidement sectionnée à l'aide de ciseaux ophtalmologiques très finement aiguisés et déposée dans quelques gouttes de liquide de Ringer, pendant que la même opération s'effectue sur l'autre larve de sexe opposé. Après lavage au liquide de Ringer des deux ébauches prélevées, leur remise en place s'effectue après échange. Les surfaces cruentées de l'ébauche élytrale du donneur et du mésothorax du récepteur dont la propre ébauche a été prélevée sont coaptées aussi exactement que possible. La soudure du transplantat se fait avant le réveil de l'animal, par la simple coagulation du sang.

Comme les limites réelles de l'ébauche de l'élytre sont assez difficilement repérables, il convient de la sectionner assez largement à la base de façon à prélever également le tronc trachéen basal d'où partent les trachées, indices des futures nervures, ce tronc trachéen indiquant à notre avis la limite véritable entre l'ébauche élytrale proprement dite et la paroi du mésothorax.

Des essais ont été par ailleurs effectués, dans le but de ne transplanter qu'environ les deux tiers apicaux de l'ébauche, en laissant sa base en place. Dans ce cas, aucune prise de greffon n'a été ultérieurement constatée, les plaies résultant de la section, sur le greffon d'une part et sur la partie restant en place sur le récepteur d'autre part, n'étant vraisemblablement pas suffisantes pour assurer une bonne soudure des éléments mis en contact. Nous ne tiendrons par conséquent pas compte de ces derniers essais, par la suite.

Toutes les transplantations ont été effectuées au début d'un stade larvaire, quelques heures seulement après la mue, de façon que le contact s'établisse bien entre les éléments fraîchement accolés, avant que ne se produisent les phénomènes préparatoires de la prochaine mue.

Si les expériences de transplantations sont toujours les mêmes, nous avons été amenés, par contre, à examiner deux cas en ce qui concerne le dimorphisme sexuel, le premier se rapportant à la nervation seule, le second touchant plus particulièrement la différence de croissance qui existe entre les élytres de sexes opposés chez certains Grillons, conséquence de ce que nous avons précisé au début de ce chapitre.

(1) Les majuscules désignent le porte-greffe, les minuscules le greffon.

(2) Pour des raisons de commodité opératoire (comme dans l'étude du retournement des ptérothèques), c'est toujours le côté gauche qui est opéré.

*
* * *

C. CAS DE LA NERVATION SEULE. — Afin d'étudier toutes les modalités de l'action possible du métabolisme général du porte-greffe sur la nervation du greffon de sexe opposé, nous avons varié les expériences. Nous avons donc réalisé les différents types de greffes suivants :

- a. Transplantations d'ébauches entre sexes d'une même espèce ;
- b. Transplantations d'ébauches entre sexes appartenant à une même espèce, suivies de l'ablation d'une partie du greffon et de sa régénération ;
- c. Transplantations d'ébauches entre sexes appartenant à deux espèces différentes.

a. Transplantations d'ébauches entre sexes d'une même espèce. — L'Insecte utilisé est *G. campestris* et, accessoirement, pour les transplantations en situation anormale, signalées plus loin, *G. bimaculatus*.

Nous avons montré précédemment que le dimorphisme sexuel des élytres n'apparaît pas dès les premiers stades du développement larvaire, mais qu'il ne se manifeste qu'à un certain stade plus ou moins avancé, suivant les espèces considérées : c'est le 6^e stade pour *G. campestris*. Il convenait donc d'essayer d'agir sur le dimorphisme, d'une part, après sa différenciation, afin de vérifier si celle-ci est irréversible, d'autre part, avant sa différenciation, dans le but d'orienter une nervation primitivement destinée à caractériser un sexe vers le sexe opposé.

α. Expériences réalisées après la différenciation du dimorphisme.

Neuvième stade larvaire. — C'est l'avant-dernier stade larvaire, au début duquel les ptérothèques se retournent vers la face dorsale. En raison du petit nombre de mues qui restent à effectuer jusqu'au stade imaginal (2 mues), les greffons s'accroissent souvent assez lentement, et, si les élytres imaginaires obtenus sont de taille réduite, ils n'en sont pas moins d'une interprétation aisée du point de vue de la nervation.

Nombre de couples hétérologues réalisés : 10 (10 ♂, 10 ♀).

Soit 20 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 6.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons : 4.

Soit 2 mâles et 2 femelles, dont un couple correspondant à l'échange mutuel des greffons [A (♂) b (♀) — B (♀) a (♂)].

Résultats. — En aucun cas, les caractères sexuels de la nervation du greffon n'ont été modifiés par rapport à ceux de l'ébauche témoin demeurée en place sur le donneur.

Sixième stade larvaire. — Les 7^e et 8^e stades n'ont pas été étudiés. C'est

au 6^e stade qu'apparaît ici, comme on le sait, le dimorphisme, qui se traduit, sur l'élytre mâle, par l'apparition de l'ébauche de la future diagonale.

Nombre de couples hétérologues expérimentés : 10 (10 ♂, 10 ♀).

Soit 20 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 8.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons : 5.

Soit 2 mâles et 3 femelles, dont un couple correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Comme dans le cas précédent, bien qu'ici la différenciation du dimorphisme fût très récente, aucune modification n'a été notée dans la nervation. Les greffons d'un sexe donné ont évolué normalement, suivant leur propre type, sans subir d'action de la part du porte-greffe.

Conclusions. — Une fois différencié, le dimorphisme sexuel est irréversible. Le métabolisme général du porte-greffe de sexe opposé n'agit pas sur la nervation du greffon.

β. *Expériences réalisées avant la différenciation du dimorphisme.* — Nous avons expérimenté en remontant vers les plus jeunes stades larvaires, successivement aux 5^e, 4^e, 3^e et 2^e (1). A tous ces stades, les ébauches élytrales sont encore, du point de vue de la nervation, identiques dans les deux sexes. Par contre, les ébauches de l'oviscapte apparaissent chez la femelle de *G. campestris* au 4^e stade (très rarement au 3^e) ; cet indice nous a permis de constituer des couples hétérologues pour les 5^e et 4^e stades. Aux 3^e et 2^e stades, les couples ont dû être constitués au hasard, seuls ceux s'étant révélés hétérologues par la suite ont été plus spécialement étudiés.

Cinquième stade larvaire. — Nombre de couples hétérologues expérimentés : 22.

Soit 44 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 15.

Nombre d'imagos (2) obtenues avec greffons : 11.

Soit 7 mâles et 4 femelles, dont 2 couples correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Aucune modification n'a été constatée dans la morphologie des greffons.

Quatrième stade larvaire. — Nombre de couples hétérologues expérimentés : 16.

Soit 32 transplantations effectuées.

(1) Il ne nous a pas été possible d'expérimenter avec succès sur des larves du premier stade en raison de leur petite taille (2,5 mm).

(2) Dans les imagos sont compris les exemplaires néoténiques dont l'évolution est terminée et dont les élytres présentent des caractères imaginaires.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 9.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons : 7.

Soit 3 mâles et 4 femelles, dont 2 couples correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Pas de modifications dans la nervation des greffons, chacun de ceux-ci conservant les caractères de son sexe.

Troisième stade larvaire. — Les sexes ne sont pas encore discernables extérieurement, du moins dans la plupart des cas ; les couples ont donc dû être primitivement constitués au hasard.

Nombre de couples constitués au hasard et expérimentés : 30.

Soit 60 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 15.

Nombre de couples s'étant révélés ultérieurement de sexes différents et avec au moins un greffon pris par couple : 6.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons à partir de ces couples, seuls considérés ici : 5.

Soit 4 mâles et 1 femelle, dont 1 couple correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Comme dans les cas précédents, aucune modification n'a été constatée.

Deuxième stade larvaire. — Les sexes ne sont jamais extérieurement discernables à ce stade. Les couples ont donc encore été constitués au hasard.

Nombre de couples constitués au hasard et expérimentés : 70.

Soit 140 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 30.

Nombre de couples s'étant ultérieurement révélés de sexes différents et avec au moins un greffon pris par couple : 10.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons à partir de ces couples, seuls considérés ici : 10.

Soit 4 mâles et 6 femelles, dont 3 couples correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Bien que les transplantations aient été faites à un stade très précoce du développement et à la limite de nos possibilités opératoires, aucun greffon, et, partant, aucun élytre imaginal obtenu, n'a subi d'action modificatrice, aussi petite fût-elle du point de vue de la morphologie sexuelle, de la part du porte-greffe ; les Insectes opérés avaient cependant encore une longue vie larvaire à parcourir, et notamment neuf mues à effectuer avant d'atteindre le stade imaginal (fig. 11 et 12, Pl. I).

EXPÉRIENCES COMPLÉMENTAIRES. — Toutes les expériences relatées ci-dessus ont été réalisées en transplantant les ébauches élytrales en

situation normale, c'est-à-dire qu'ainsi qu'il a été précisé, à propos des techniques, le greffon du donneur est fixé à la place exacte de l'ébauche enlevée au récepteur et vice versa.

Afin de compléter cette série d'expériences et dans le but de réaliser une transplantation en situation anormale, nous avons implanté les greffons non plus sur le bord latéral du mésothorax, mais, cette fois, sur le pronotum, suivant la technique précisée au chapitre relatif au retournement des ptérothèques.

Nous avons opéré indifféremment sur *G. campestris* et sur *G. bimaculatus*, en utilisant des larves au 4^e stade larvaire.

Nombre de couples hétérologues (de même espèce) expérimentés : 10.
Soit 20 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 6.

Nombre d'imagos obtenues avec greffons : 4.

Soit 2 mâles et 2 femelles, ne formant pas de couples correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Semblables aux précédents. Pas de modifications de la nervation des greffons.

CONCLUSIONS. — Les résultats des expériences précédentes montrent donc que, dans les stades précoces du développement, alors que les ébauches élytrales de sexes opposés sont encore morphologiquement semblables, le dimorphisme sexuel de la nervation, quoique latent, non encore différencié, est déjà *déterminé*. L'action possible que nous pourrions logiquement attribuer au métabolisme du porte-greffe s'avère donc nulle, et la morphogenèse de la nervation de l'élytre non orientable vers le type opposé à son sexe propre et primitif. En ceci, nos résultats concordent donc pleinement avec ceux qu'avait obtenus КОРЕС (*op. cit.*).

En résumé, pas plus qu'il n'est réversible après, le dimorphisme sexuel n'est modifiable ou orientable avant sa différenciation, tout au moins dans le cadre de ces premières séries d'expériences ; il apparaît donc comme étant déterminé très tôt, quoique encore non différencié.

b. Transplantations d'ébauches entre sexes d'une même espèce suivies de l'ablation d'une partie du greffon et de sa régénération. — En présence de l'ensemble des résultats négatifs ci-dessus, on peut se demander si, après la transplantation et la prise des greffons, effectuées à un stade précoce, en sectionnant les greffons près de leur base, tout en laissant celle-ci en place, on n'obtiendrait pas des résultats différents. En effet, les greffons, en régénérant leur région manquante, sont obligés de reproduire de toutes pièces des territoires nouveaux, alors que ces derniers étaient déjà préformés et restaient en place tout au long des expériences précédentes. De ce fait, les régions néoformées seraient peut-être plus facilement orientables morphologiquement sous l'action du porte-greffe.

Les expériences ont été réalisées sur des larves de *G. campestris* au 2^e stade larvaire.

Les échanges d'ébauches élytrales ont été faits suivant la technique habituelle. Après la mue suivante, au début du 3^e stade, des prises de greffons sont observées. Au début du 4^e stade, les couples hétérologues peuvent être reconnus et sont seuls étudiés spécialement ensuite. Le greffon est, à ce stade, sectionné près de sa base, celle-ci restant en place. Approximativement, les deux tiers apicaux de l'ébauche sont enlevés.

Nombre de larves appartenant à des couples hétérologues chez lesquels le greffon a été sectionné au 4^e stade : 10.

Nombre d'imagos obtenues avec un régénérat notable : 3.

Soit 2 mâles et 1 femelle.

Résultats. — Chaque élytre régénéré, complet dans toutes ses parties, a conservé la morphologie sexuelle primitive du greffon (fig. 15, Pl. I).

CONCLUSIONS. — La régénération n'a apporté ici encore aucune modification des caractères sexuels de la nervation. Si, dans les expériences antérieures, le greffon pouvait être supposé très tôt déterminé dans toutes ses parties, qui n'avaient plus, par la suite, qu'à s'accroître pour atteindre leur plein développement, dans le cas présent, les parties manquantes ont été entièrement reconstituées, et il était séduisant de penser qu'ici au moins l'action du métabolisme du porte-greffe eût pu être plus efficace.

Nous noterons donc que ces résultats sont en contradiction avec certaines observations de PAUL (*op. cit.*). En effet, cet auteur, comme nous l'avons dit, après avoir transplanté sur des chenilles mâles d'*Orgyia antiqua*, privées de leurs propres disques imaginaires, des disques imaginaires d'ailes femelles, a sectionné ceux-ci près de leur base, une fois la prise des greffons assurée. Dans certains cas, il aurait constaté une régénération pure et simple d'ailes de type mâle, les greffons femelles ayant sans doute été extirpés en totalité et les ébauches mâles n'ayant pas été totalement éliminées. Mais, dans d'autres cas (7 cas), il considère qu'il y a bien eu inversion du sexe et que les ailes mâles qui se sont développées provenaient de la régénération des disques imaginaires femelles implantés. Dans l'expérience inverse, disques imaginaires mâles sur larves femelles, tous les greffons ont régénéré des ailes du type mâle ; il n'y a donc pas eu réciprocité. On peut donc se demander si, dans les quelques cas que l'auteur considère comme des inversions sexuelles, il ne s'agit pas également d'un simple régénérat de l'aile du récepteur mâle, dont la croissance se serait faite aux dépens du transplantat de type femelle, lequel aurait avorté après sa prise, ou même n'aurait pas régénéré après sa section. Ceci n'est pas impossible, d'autant plus que PAUL signale un cas dans lequel deux ailes se seraient développées du même côté ; malheureusement, cet exemplaire appartenait à un couple expérimental dont les deux individus se trouvaient être du même sexe. S'ils avaient été de sexes différents, il eût été intéressant de

savoir si l'une des ailes était un régénérat du porte-greffe, et l'autre un régénérat sexuellement modifié du greffon.

Quoi qu'il en soit, ni PAUL, ni d'autres auteurs n'ont, à notre connaissance, repris ces expériences qui auraient cependant mérité d'être poursuivies et complétées.

c. Transplantations d'ébauches entre sexes appartenant à deux espèces distinctes. — Un dernier cas reste à examiner, en ce qui concerne la nervation élytrale ; c'est celui où les transplantations d'ébauches sont faites non seulement d'un sexe à l'autre, mais encore sur des espèces différentes. Il est, en effet, permis d'envisager que les greffons, soustraits à l'action du métabolisme d'individus de leur propre espèce, seront peut-être plus sensibles à l'action du métabolisme différent d'une autre espèce.

Les expériences ont porté sur *G. campestris* et *G. bimaculatus* au 4^e stade larvaire. Des couples hétérologues *campestris* mâle-*bimaculatus* femelle, d'une part, et *bimaculatus* mâle-*campestris* femelle, d'autre part, ont été constitués et leurs ébauches élytrales échangées suivant la technique habituelle. Notons que les prises de greffons se font assez difficilement sur *bimaculatus* qui reçoit un greffon *campestris*, alors qu'elles sont plus fréquentes sur *campestris* qui reçoit un greffon *bimaculatus*.

Nombre de couples hétérologues interspécifiques expérimentés : 20.

Soit 40 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 15.

Nombre d'imagos obtenues avec greffon : 10.

Soit 2 mâles et 4 femelles *campestris* et 2 mâles et 2 femelles *bimaculatus*, dont un couple interspécifique correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats. — Aucune modification n'a été constatée. Chaque greffon s'est développé, comme dans les cas précédents, suivant son propre type sexuel en conservant les caractères normaux de sa nervation, ainsi que son propre type spécifique.

CONCLUSIONS. — Un porte-greffe d'une espèce et d'un sexe donné ne se montre donc pas plus capable d'agir sur la morphologie du greffon d'une autre espèce et de sexe différent que ne le fait un porte-greffe du sexe opposé, mais de même nature spécifique que le greffon.

d. Conclusions relatives à l'étude du dimorphisme sexuel de la nervation. — L'ensemble des expériences précédentes de transplantation démontrant la nullité d'action du métabolisme général du porte-greffe sur la morphologie sexuelle d'un greffon hétérologue, il faut donc admettre l'existence d'une autodifférenciation sexuelle de chacune des régions de l'élytre et vraisemblablement aussi de chacune des régions du corps de l'insecte, donc l'existence d'un sexe somatique très tôt différencié, vraisemblablement dès la fécondation.

Ajoutons cependant que, si les greffons ne subissent pas, quant à leur

différenciation sexuelle, d'action du porte-greffe, ils suivent néanmoins, dans une certaine mesure, l'évolution physiologique de celui-ci, tant en ce qui concerne l'apparition de la forme imaginale qu'en ce qui concerne le processus du retournement des ébauches au cours des mues, comme on l'a vu au chapitre précédent.

Deux observations que nous avons faites sont, à ce point de vue, intéressantes à signaler :

Le premier exemple concerne l'expérience relative à l'échange d'ébauches élytrales avant leur différenciation sexuelle (paragraphe β , ci-dessus). Dans deux couples expérimentés au 5^e stade larvaire et chez lesquels le greffon avait fait une bonne prise sur les deux individus de chaque couple, l'individu femelle porteur d'un greffon mâle a subi un développement normal jusqu'au stade imaginal ; par contre, l'individu mâle, porteur d'un greffon femelle, a exceptionnellement évolué en néoténique, c'est-à-dire que certains de ses caractères imaginaires sont apparus au début du dernier stade larvaire.

L'élytre (mâle) du porte-greffe, resté en place, a pris l'aspect imaginal (retournement, aspect de la cuticule, nervation définitive, etc.), bien que restant de taille réduite par suite de l'omission d'une mue. Le greffon femelle a suivi la même évolution, effectuant donc également une mue de moins que d'ordinaire et prenant également l'aspect imaginal. Inversement, l'ébauche élytrale mâle provenant de l'Insecte destiné à devenir néoténique et greffée sur l'individu femelle n'a pris ses caractères imaginaires qu'en même temps que son porte-greffe et a acquis, de ce fait, des dimensions normales (fig. 13 et 14, Pl. I).

Le déterminisme des caractères néoténiques, se rapportant ici au déterminisme de la mue imaginale précoce, agit donc *tardivement*, à l'opposé du déterminisme sexuel normal.

Le second exemple concerne les cas les plus favorables de prises de greffons entre espèces différentes (paragraphe *c*, ci-dessus). On sait que, normalement, *G. campestris* effectue un stade larvaire de plus que *G. bimaculatus*. Or un greffon, de quelque sexe qu'il soit, emprunté à une larve au 4^e stade de *G. bimaculatus* et transplanté sur une larve de *G. campestris*, également au 4^e stade, mais de sexe opposé, se retourne par la suite, ainsi qu'on l'a vu à propos du retournement des ptérothèques (chap. II ci-dessus), suivant le mode de son espèce (ici, un stade avant que ne se retournent les ébauches du porte-greffe). Mais, à partir de ce moment, il suit l'évolution physiologique de son hôte et ne prend notamment l'aspect imaginal qu'en même temps que l'élytre contra-latéral de l'hôte, resté en place. On notera (fig. 16, Pl. I) que le greffon *bimaculatus*, ayant ainsi fait une mue surnuméraire (trois stades retournés en position dorsale au lieu de deux), prend des proportions géantes. Inversement, un greffon *campestris* sur *bimaculatus* effectuera, pour les mêmes raisons que précédemment, un stade larvaire de moins que normalement (le dernier stade sera omis) et deviendra adulte en même temps que son hôte ; il conservera de ce fait les dimensions et l'aspect d'un élytre de néoténique.

*
* *

D. CAS DE LA DIFFÉRENCE DE CROISSANCE DES ÉLYTRES ENTRE LES DEUX SEXES. — **a. Généralités, recherches antérieures.** — Mise à part maintenant la question de la nervation, il nous reste à envisager le problème de la longueur des élytres entre sexes différents, problème considéré comme un autre aspect du dimorphisme sexuel, traduisant, comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, une dysharmonie dans les potentialités de croissance et de développement de ces appendices. Au premier abord, cette question apparaît donc comme étant d'ordre purement physiologique.

Ce qui précède nous ayant montré que, dans certains cas au moins, l'évolution physiologique du porte-greffe peut se répercuter sur l'évolution du greffon, dans le cas présent, peut-être sera-t-il possible d'obtenir expérimentalement des résultats plus probants que ceux qui concernent la seule nervation.

Ce cas particulier du dimorphisme sexuel se traduisant par une différence de longueur des élytres n'est pas spécial, chez les Orthoptères, à certains Grillons ; on le rencontre, en effet, dans d'autres espèces appartenant à d'autres familles, notamment chez : *Barbitistes sericauda* F., *Chrysochraon dispar* Germ., *Chorthippus parallelus* Zett., *Gomphoceridius brevipennis* Bris., etc. Dans tous les cas, ce sont les femelles qui possèdent les élytres les plus courts (les autres régions du corps ayant en général des proportions comparables dans les deux sexes). Ce phénomène, qui n'affecte que l'un des sexes, a parfois été qualifié d'*hétérodimorphisme*.

Pour expliquer cette variation d'un sexe à l'autre, DEWITZ (1902, 1912), à la suite de recherches expérimentales sur l'aptérisme et le brachyptérisme, suppose que le brachyptérisme serait dû à l'absence ou à l'inhibition de l'action d'une oxydase chez certaines espèces ou, dans une espèce, chez l'un des sexes. Il rappelle notamment que, chez les espèces caver-nicoles ou menant une vie parasitaire, l'atrophie des ailes est corrélative de la diminution du pigment ; or, pour cet auteur, la disparition du pigment des parties chitineuses démontrerait précisément que « *les oxydases, causes initiales de cette pigmentation, ne fonctionnent pas normalement* ». Par ailleurs, DEWITZ précise que, chez les espèces où, sans cause apparente, la femelle seule est aptère ou brachyptère, « *il faudrait, pour admettre ce phénomène, qu'il existe dans l'organisme de la femelle des corps réducteurs ou autres, diminuant l'oxydation interne, ce qui différencierait ainsi la constitution des deux sexes de ces espèces* ».

b. Matériel utilisé. — Les espèces françaises de Gryllides chez lesquelles le dimorphisme sexuel porte de façon accentuée sur la longueur des élytres ou des ailes sont relativement peu nombreuses. Citons seulement *Eugryllodes pipiens* Dufour. N'ayant pu nous procurer en temps voulu cette espèce, nous l'avons remplacée ici par *Gryllopsis hebraeus* Sauss., forme de Palestine, assez voisine et qui possède des élytres rela-

tivement bien développés chez les mâles, alors que, chez les femelles, les élytres sont très raccourcis et tétraformes (cf. fig. 12). Le langage du corps étant, par ailleurs, sensiblement le même dans les deux sexes. Prenons que c'est au moment de la préparation de la mue imaginale que la croissance de l'élytre femelle se ralentit brusquement, car, dans les stades larvaires, la précédant immédiatement, le rapport entre la longueur des élytres mâles et celle des élytres femelles est bien d'attendre l'ampleur de celui qui, chez l'imago, se traduira par le rapport $\frac{7,5}{3}$.

Ajoutons que, dans les deux sexes, les ailes sont toujours très courtes.

Le tableau ci-dessous, obtenu en faisant les moyennes des valeurs d'après 25 individus mesurés dans chaque sexe, donne une idée des dimensions des organes alaires au cours des différents stades larvaires et du stade imaginal :

TABLEAU II

STADES	Avant-dernier stade larvaire ♂	Avant-dernier stade larvaire ♀	Dernier stade larvaire ♂	Dernier stade larvaire ♀	Imago ♂	Imago ♀
Élytre (long. en mm).	1.30	1.25	2.20	2.00	7.50	3.00
Aile (long. en mm).	1.05	1.00	1.85	1.80	1.95	1.75

D'après les données ci-dessus, le rapport $\frac{EL. \text{♂}}{EL. \text{♀}}$ est de :

$$\begin{aligned} \text{Avant-dernier stade larvaire : } & \frac{1.30}{1.25} = 1.04 \\ \text{Dernier stade larvaire : } & \frac{2.20}{2.00} = 1.10 \\ \text{Stade imaginal : } & \frac{7.50}{3.00} = 2.50 \end{aligned}$$

Nous avons donc effectuée sur cette espèce des transplantations entre sexes d'ébauches élytrales, suivant la technique habituelle, en opérant sur des larves au 5^e stade qui avaient donc encore au moins six mues à effectuer avant de parvenir au stade imaginal, c'est-à-dire dans le but d'essayer de modifier l'allure de la croissance des élytres, propre à chaque sexe.

c. *Expériences réalisées.* — C'est au 5^e stade larvaire seulement qu'apparaissent, chez la femelle, les premiers traces des valeurs de Teyssieau. Les sexes des individus entrant dans la constitution des couples homologues sont donc connus avec certitude ; quant aux ébauches élytrales, il n'est pas possible à ce stade de discerner une différence quelconque dans leurs dimensions, d'un sexe à l'autre : elles sont identiques.

Nombre de couples hétérologues expérimentés : 18.

Soit 36 transplantations effectuées.

Nombre de prises de greffons constatées à la mue suivante : 15.

Nombre d'individus parvenus au stade imaginal avec greffons : 10.

Soit 8 mâles et 2 femelles, dont un couple correspondant à l'échange mutuel des greffons.

Résultats (1). — Dans les deux cas de prise et de maintien de greffons mâles sur porte-greffes femelles, ces greffons se sont développés normalement et ont acquis, à la mue imaginale, leurs dimensions habituelles.

De même, dans les huit cas de prise et de maintien de greffons femelles sur des porte-greffes mâles, ces greffons sont apparus à la mue imaginale, avec une taille réduite, semblables à ce qu'ils sont habituellement chez la femelle (fig. 24 et Pl. I, fig. 17 et 18).

d. Conclusion. — Le porte-greffe n'a, ici encore, pas modifié le mode de croissance des greffons. Si l'on n'avait obtenu que des prises de greffons femelles sur des porte-greffes mâles, on aurait pu objecter que leur taille réduite était due à une éventuelle mauvaise prise après la greffe, ou à une évolution ultérieure défectueuse. Mais le plein développement des greffons mâles sur porte-greffes femelles, atteignant des dimensions parfaitement normales, suffirait pour réfuter cette objection.

L'hypothèse de DEWITZ que nous avons citée nous semble donc sinon à rejeter, du moins inapplicable à ce cas précis, car, s'il existait dans l'organisme de la femelle des corps réducteurs susceptibles d'entraver la croissance de ses élytres, leur action n'aurait certainement pas manqué, à notre avis, de s'exercer aussi sur les greffons de sexe mâle, qui, alors, ne se seraient pas développés. *On doit donc admettre que les potentialités de croissance des élytres sont elles-mêmes sexuellement déterminées très tôt au cours du développement.*



Fig. 24. — *Gryllopsis hebraeus* : mâle adulte sur lequel a été greffée au 5^e stade larvaire, à la place de son élytre gauche, une ébauche d'élytre gauche femelle; le greffon s'est développé suivant le type morphologique propre à son sexe.

* * *

E. DISCUSSION DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX RELATIFS AU DIMORPHISME SEXUEL DES ÉLYTRES. — En résumé, dans tous les cas expérimentaux étudiés ci-dessus, les élytres transplantés, à l'état d'ébauches, sur un porte-greffe de sexe opposé sont restés sexuellement semblables

(1) Nous ne parlons pas ici de la nervation, qui, naturellement, n'a pas été davantage modifiée que dans les expériences précédentes.

à eux-mêmes. En aucun cas, le porte-greffe n'a manifesté une action d'ordre hormonal, humoral ou autre, susceptible de se traduire par une variation, si légère fût-elle, de la morphologie et, en particulier, de la nervation du greffon.

Devant de tels faits, il semble donc qu'il faut admettre qu'indépendamment des gonades, dont la nullité d'action est prouvée, le métabolisme général de l'Insecte n'exerce pas non plus d'action nette sur les caractères sexuels secondaires. Si toutefois des substances quelconques étaient susceptibles d'agir, elles ne le feraient donc qu'à l'échelle cellulaire, chaque cellule se différenciant sexuellement très tôt, vraisemblablement dès les premières divisions de l'œuf, et évoluant par la suite individuellement, indépendamment des cellules voisines et des autres régions de l'organisme. Il y aurait donc bien autodifférenciation et on pourrait, à la suite de E. WOLFF (1946), parler d'*hormones locales*, si, comme le précise cet auteur, «*il n'y avait pas quelques contradictions à appliquer ce nom à des substances qui ne sortent pas de la cellule et n'agissent pas à distance*».

Certains auteurs voient par ailleurs, dans les faits de gynandromorphisme chez les Insectes, la preuve qu'il n'existe pas, chez ces animaux, de substances diffusibles capables de modifier l'orientation sexuelle des cellules somatiques, sans quoi on ne verrait pas, chez certains d'entre eux, des enclaves avec des caractéristiques d'un sexe déterminé, dans un organisme de sexe opposé. Cette conclusion est, à notre avis, peut-être un peu hasardeuse, car des exemples de gynandromorphisme, soit biparti, soit en mosaïque, sont également connus chez les Vertébrés, et, en particulier, chez les Oiseaux, où un certain nombre de cas typiques ont été décrits (Pinsons, Bouvreuils, Poules, Faisans, etc.). Or, chez les Vertébrés, la présence et la diffusion d'hormones sexuelles ne font plus de doute.

D'autre part, certains faits naturels et expérimentaux montrent que, si les caractères sexuels des Insectes sont très tôt déterminés, leur différenciation ultérieure n'est pas toujours rigoureusement irréversible. On connaît, en effet, des phénomènes d'intersexualité et ceux d'inversion sexuelle due à une action parasitaire.

Les faits d'intersexualité ont été, comme on le sait, étudiés expérimentalement en détail par R. G. GOLDSCHMIDT sur *Lymantria dispar* L. Cet auteur en a déduit (1928) une théorie de la détermination du sexe, suivant laquelle chaque cellule posséderait une double potentialité sexuelle, orientable vers l'un ou l'autre sexe suivant le jeu des gènes sexuels. Selon GOLDSCHMIDT, «*les caractères sexuels secondaires sont des caractères héréditaires, qui possèdent le pouvoir de réagir de deux manières au cours de leur développement avec les produits des gènes sexuels*». Nous n'entrerons pas davantage dans les détails de cette théorie, qui est maintenant bien connue.

Par ailleurs, N. EMELJANOFF (1924) aurait obtenu chez *Lymantria dispar* L. un certain nombre d'intersexués en soumettant les chrysalides à de fortes variations de température. Or il est curieux de constater que l'on puisse obtenir par de simples variations de facteurs externes ce que nous n'avons pu réaliser par la méthode des greffes, et pourtant, dans

nos expériences, les conditions de développement des greffons ont été fortement modifiées, car, outre le traumatisme opératoire susceptible d'agir dans une certaine mesure, il n'est pas douteux que les greffons empruntent pour leur développement des substances élaborées par un autre organisme de sexe opposé au leur.

Enfin les faits d'inversion sexuelle parasitaire, attribués primitivement à la seule castration parasitaire, par A. GIARD (1886-1889), ont été suffisamment décrits maintenant chez les Insectes pour que l'on sache que les caractères sexuels secondaires d'un Insecte peuvent être modifiés et même totalement inversés sous l'action d'un parasite qui provoquerait des troubles généraux dans l'organisme. Ces troubles se traduisent par des anomalies dans le mécanisme de la différenciation des caractères sexuels. Ces faits sont notamment bien connus chez les Hyménoptères du genre *Andrena* parasités par les *Stylops*, chez les *Syrex*, chez les Odynères (A. VANDEL, 1933). Peut-être peut-on admettre, en accord avec la théorie de GOLDSCHMIDT sur la détermination du sexe, que, dans ce cas, c'est en définitive le jeu des gènes sexuels, responsables de l'orientation vers un sexe ou l'autre de certaines régions somatiques de l'organisme, qui est atteint par l'action du parasite. Si cela était, dans nos expériences, le porte-greffe pourrait peut-être également être considéré comme un parasite vis-à-vis du greffon hétérologue ou vice-versa et, dans ce cas, modifier aussi l'allure de son développement et de sa morphologie sexuelle. En fait, il n'en est rien comme on l'a vu.

Or, malgré les résultats négatifs que nous avons enregistrés dans nos tentatives expérimentales de modifications des caractères sexuels secondaires, et en présence des faits précédents qui indiquent que, malgré tout, ces caractères ne sont pas toujours, dans certaines conditions du moins, irréversibles, il n'est pas impossible d'envisager qu'en partant de nouvelles bases expérimentales on ne pourra, par la suite, obtenir dans ce domaine des résultats plus concluants.

CHAPITRE IV

LES ASPECTS DU POLYMORPHISME ALAIRE ÉTUDE SPÉCIALE DES GRYLLOIDES

Mise à part maintenant la question du dimorphisme sexuel, nous n'envisagerons plus désormais que le polymorphisme alaire proprement dit, c'est-à-dire les variations plus ou moins importantes dans la longueur des ailes et des élytres chez les Gryllides.

Bien que des exemples de polymorphisme alaire aient souvent été signalés chez les Orthoptères, ce phénomène ne se rencontre pas seulement dans ce seul ordre, et, dans la littérature scientifique, de nombreux articles lui ont été consacrés concernant d'autres ordres de Ptérygotes. Un certain nombre de cas connus chez les Coléoptères sont relatifs principalement à des espèces à ailes habituellement avortées et présentant sporadiquement des individus normalement ailés (*Carabus granulatus* L., *Carabus auratus* L.). Les Hyménoptères présentent de même des espèces où l'un des sexes seulement est polymorphe (mâles aptères ou ailés de certains Chalcidiens ; femelles aptères ou ailées chez le Proctotrypide *Scleroderma domestica* Latr.) et des espèces où les deux sexes sont polymorphes (*Isoma tritici* Ficht., Chalcidien aptère ou ailé), etc. Chez les Plécoptères, des cas de microptérisme ont été étudiés (AUBERT, 1945). PANTEL (1917) a étudié en détail un cas curieux de macroptérisme chez *Anisolabis annulipes* Luc., Dermaptère habituellement aptère.

Chez les Hémiptères, de nombreux cas de polymorphisme alaire sont également connus. Une étude détaillée du phénomène a été faite spécialement sur les Hémiptères aquatiques, qui offrent, pour ce genre de recherches, un matériel de choix particulièrement intéressant (R. POISSON, 1924).

I. — Le polymorphisme alaire chez les Orthoptères.

Le polymorphisme alaire, tout particulièrement fréquent chez les Orthoptères, se rencontre dans la plupart des familles. Il est, en effet, courant de constater dans une même espèce l'existence de deux et même parfois trois formes caractérisées par des dimensions différentes des organes alaires, soit qu'il s'agisse d'espèces habituellement brachyptères dans les deux sexes et chez lesquelles on constate l'apparition sporadique d'individus macroptères parfois désignés sous le nom de « mutants ataviques », la forme macroptère étant considérée par certains auteurs comme primitive, soit qu'il s'agisse d'espèces se présentant habituellement sous deux ou trois formes différentes, cohabitant ou non.

Les Acridiens offrent l'exemple classique de *Chrysochraon dispar* Germ., dont les mâles ont des ailes courtes cachées par des élytres longs et les femelles des élytres et des ailes courts. Mélangée à cette forme se rencontre la forme *platypterus* Oosk., dont les ailes et les élytres sont longs dans les deux sexes. La même chose existe chez *Chorthippus parallelus* Azam. Les

Tétrix ont généralement des élytres réduits à de petites écailles et des ailes de longueur variable ; presque toutes les espèces présentent une forme à ailes longues vivant mélangée à une forme à ailes réduites, les élytres restant toujours courts ; telles sont les formes macroptères : *acuminata* Brullé de *T. depressa* Brisout, *sauleyi* Azam de *T. türki* Krauss, *macroptera* Haij. de *T. bipunctata* L., etc. On notera en passant que, chez ces derniers Insectes, si les élytres ne s'accroissent pas dans les formes macroptères, c'est ici le pronotum qui se prolonge alors démesurément en arrière, jouant ainsi, vis-à-vis des ailes, le rôle d'un organe protecteur.

Enfin, toujours chez les Acridiens, le Criquet migrateur *Locusta migratoria* L. peut être considéré comme présentant, dans une certaine mesure, un dimorphisme alaire, les organes du vol étant relativement plus développés dans la phase *gregaria* que dans la phase *solitaria*.

Chez les Ensifères *Tettigonoidæ*, les exemples de polymorphisme alaire sont aussi nombreux : *Metrioptera brachyptera* L. avec sa forme macroptère *marginata* Thunb., *M. ræseli* Hagenb. avec sa forme macroptère *diluta* Charp., *Conocephalus dorsalis* Latr. et sa forme macroptère *burri* Ebner. Chez la Courtilière (*Gryllotalpa gryllotalpa* L.), habituellement macroptère, on connaît une forme *cophta*, brachyptère (CASSAB, 1940, 1941), etc.

Les Grillons enfin montrent des cas si nombreux de polymorphisme que, suivant CHOPARD (1938) : « *sauf chez les espèces à ailes nulles et à élytres très raccourcis ou absents, on peut dire qu'il existe toujours chez les Gryllides une forme macroptère et une forme microptère* ». Cette affirmation correspond assez bien à la réalité, quoiqu'en fait il existe cependant des espèces connues sous une seule forme (*A. domestica*, par exemple). Nous ne parlerons pas ici des Grillons des genres *Gryllus*, *Acheta* et *Pteronemobius*, la dernière partie de ce chapitre leur étant tout spécialement consacrée.

En ce qui concerne le déterminisme du polymorphisme alaire chez les Orthoptères, les avis sont des plus partagés. Les auteurs s'en tiennent d'ailleurs, la plupart du temps, soit à de pures hypothèses, soit à des observations non contrôlées par des expériences précises.

Certains font intervenir l'action des facteurs externes : MORSE (1907) pense que les formes macroptères apparaissent de préférence dans les régions sèches et arides. Par contre, RAMME (1931) attribue la production de formes macroptères à une certaine humidité et à une température basse. NABOURS et QUEEN (1938) font dériver le polymorphisme des *Tetrigidæ* des conditions du développement ; un développement lent pendant l'hiver produirait les formes brachyptères et inversement pour un développement estival rapide.

D'autres auteurs font appel à l'action de divers facteurs internes. CAPPE DE BAILLON suppose que l'apparition de formes macroptères dans des espèces habituellement brachyptères serait due à un phénomène d'intersexualité. Quelle que soit sa valeur, cette hypothèse pourrait, dans certains cas, expliquer l'apparition de femelles macroptères dans des espèces où elles sont habituellement brachyptères et où les mâles sont

macroptères, et inversement, bien que ce dernier cas soit très rare, car, lorsque dans une espèce l'un des sexes seul est brachyptère, il s'agit très généralement du sexe femelle. LA GRECA (1944, 1946) place le brachyptérisme sous la dépendance d'une action (hormonale?) des gonades. Ces dernières, en se développant, exerceraient parfois une action frénatrice sur la croissance des ailes et des élytres. Ceci serait à rapprocher des recherches de PANTEL (1896) sur les ailes des *Nemobius* et des *Pteronemobius*. PANTEL pense que ces Insectes subissent au cours des derniers stades larvaires une « crise physiologique » à la suite de laquelle les ailes se trouvent réduites ou avortées. Or c'est précisément à cette époque que les gonades atteignent leur complet développement et que s'effectue la maturation des produits génitaux. Nous reviendrons sur cette intéressante notion quand, complétant les observations de PANTEL, nous étudierons par la suite l'apparition des formes macroptères chez les *Pteronemobius*.

Enfin, à propos des *Tetrigidæ*, dont les élytres sont toujours réduits, alors que les ailes sont polymorphes, LA GRECA (*op. cit.*) émet l'hypothèse que la réduction de l'élytre serait d'ordre génotypique, tandis que celle de l'aile serait d'ordre phénotypique.

Devant cet ensemble, sinon contradictoire, du moins très varié, de conceptions relatives au déterminisme du polymorphisme alaire des Orthoptères, nous avons réalisé une étude expérimentale concernant les seuls Gryllides et qui fera l'objet des deux chapitres suivants. Auparavant, nous donnerons ci-dessous un examen détaillé des aspects du polymorphisme alaire chez les quelques espèces de Grillons que nous avons observées.

II. — Les aspects du polymorphisme alaire chez les Grillons étudiés.

Nous avons employé jusqu'à présent les termes de macroptère et brachyptère dans un sens assez général. Nous les appliquerons désormais à des cas bien particuliers ; il convient donc de les préciser maintenant.

Les auteurs ayant traité le polymorphisme alaire chez les Insectes ont proposé diverses classifications : PUSHNIG classe les Insectes en Macroptères et Hypoptères ces derniers comprenant les Mésoptères, les Brachyptères, les Microptères et les Aptères. Par ailleurs, RAMME (1951), propose la classification suivante : Aptères, Hypoptères (comprenant les Squamiptères, les Microptères, les Brachyptères), Euptères (comprenant les Mésoptères, les Holoptères et les Hyperptères) et Paraptères. Enfin, R. POISSON (1924) utilise une nomenclature plus spécialement adaptée aux Hémiptères aquatiques.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail de ces classifications, dont les deux premières au moins sont assez complexes, et, pour les besoins de notre cause, nous n'utiliserons que les termes de : *macroptères*, *brachyptères* et *microptères*, que nous définissons ci-dessous en les appliquant tout spécialement aux Grillons.

Il ne nous a pas paru utile de comparer la longueur des élytres ou des ailes à un autre appendice ou à une autre partie du corps. Les mesures portant sur d'autres caractères, que nous avons faites à titre de vérification, nous ont montré que les différentes formes d'une espèce polymorphe fournissent des valeurs sensiblement comparables et que seules les dimensions des organes du vol varient dans des proportions notables.

Nous appellerons *macroptère*, un Grillon dont les ailes sont plus longues que les élytres et dépassent toujours plus ou moins ceux-ci. Dans ce cas, les élytres atteignent cependant toujours leur maximum de développement. Ces Insectes sont parfois dits à ailes « caudées » (*G. bimaculatus*, *A. domestica*). Nous ne connaissons pas de formes (sauf de rares cas tératologiques) où un Grillon possède des ailes longues et des élytres réduits.

Le terme de *brachyptère* sera appliqué à un Grillon dont les ailes sont plus courtes que les élytres et, par conséquent, toujours cachées par ceux-ci. Parfois, dans certains cas qui seront précisés, les élytres sont normalement développés (*G. campestris*); dans d'autres, au contraire, ils sont eux-mêmes plus ou moins réduits (*A. deserta melas*). Chez tous ces Insectes, les ailes, quoique étant réduites, ont toujours une conformation normale et, en particulier, une nervation reconnaissable.

Enfin, nous réserverons le terme de *microptère* à un Grillon dont les ailes sont non seulement encore plus réduites que précédemment, mais surtout nettement atrophiées, et dont la nervation en particulier n'est plus reconnaissable, les élytres pouvant eux-mêmes être plus ou moins réduits (*Nemobius sylvestris*, *Pteronemobius heydeni*).

En résumé, nous baserons surtout l'étude du polymorphisme sur les longueurs comparées des ailes et des élytres. En ce qui concerne les mesures de longueur que nous donnerons par la suite, précisons que celles-ci ont été prises sur des élytres et des ailes sectionnés à leur base, au niveau de l'articulation. Pour les mesures, les organes du vol, ainsi préparés, sont appliqués, suivant le cas, sur une règle graduée ou sur un micromètre, et leur plus grande longueur est évaluée sous la loupe binoculaire. Les petites grandeurs ont été mesurées au vingtième de millimètre et les autres au quart de millimètre près. Les valeurs que nous donnons proviennent des mesures effectuées sur des Insectes d'un même lot et dont les conditions d'élevage ont été rigoureusement identiques, quand il s'agit d'Insectes d'élevage, ou sur des Insectes provenant d'une même population dans le cas d'examen d'Insectes sauvages. Tous les Insectes présentant des élytres ou des ailes défectueux ont été rejetés.

Avant d'aborder l'examen du polymorphisme, nous donnons ci-dessous une classification que nous ont permis d'établir nos observations, classification qui n'a rien d'absolu, mais qui est simplement commode pour l'exposé des faits :

1. Espèces connues sous une seule forme : macroptère, *G. bimaculatus*, *A. domestica* ; microptère, *Nemobius sylvestris*.

2. Espèces connues sous deux formes : une forme prédominante et une forme occasionnelle : *G. campestris*, *Pt. heydeni* ; deux formes courantes : *A. xanthoneuroides*.

3. Espèces connues sous trois formes : *A. deserta*, *A. burdigalensis*.

1. — Espèces connues sous une seule forme.

Ces espèces ne nous intéressent qu'accessoirement du point de vue du polymorphisme, au sens où nous l'entendons, puisque connues sous une seule forme, soit toujours macroptère, soit toujours microptère. En prin-

TABLEAU III (*G. bimaculatus*).

MALES (fig. 25, A).

Élytre.			Aile.				
Classes (mm).	Fré- quences.	% moy.	Classes (mm).	Fré- quences.	% moy.		
14,50	2	82,5	20,5	2	83,4		
15,25	9	86,7	21,5	13	87,5		
16	23	91	22,5	25	91,5	Classes	
16,75	36	95,3	23,5	35	95,6	de	
17,50	53	99,6	24,5	38	99,7	1 mm.	
18,25	39	103,8	25,5	47	103,7		
19	26	108,1	26,5	28	107,7	Moy. =	
19,75	7	112,3	27,5	7	111,9	24,56 mm.	
20,50	4	116,6	28,5	4	115,9		
21,25	1	120,9	29,5	1	120		
	200			200			

FEMELLES (fig. 25, B).

Élytre.			Aile.				
Classes (mm).	Fré- quences.	% moy.	Classes (mm).	Fré- quences.	% moy.		
15	2	83,5	22,5	4	83,2		
15,75	7	87,6	23,5	13	86,9		
16,50	24	91,9	24,5	24	90,6	Classes	
17,25	43	96	25,5	38	94,3	de	
18	63	100,2	26,5	50	98	1 mm.	
18,75	31	104,4	27,5	25	101,7		
19,50	22	108,6	28,5	30	105,4	Moy. =	
20,25	6	112,7	29,5	9	109,1	27,01 mm.	
21	1	116,9	30,5	4	112,8		
21,75	1	121,1	31,5	3	116,5		
	200			200			

cipe, le polymorphisme est ici réduit à la variation individuelle, phénomène banal et commun à tous les êtres vivants.

Cependant, certaines observations méritent d'être signalées après l'étude de deux espèces macroptères : *G. bimaculatus* et *A. domestica*.

Pour chacune de ces deux espèces, les longueurs des élytres et des ailes de 200 individus adultes de chaque sexe ont été mesurées. Les résultats, groupés en classes, sont indiqués dans les tableaux III et IV et sont transcrits graphiquement (fig. 25, *G. bimaculatus*, et fig. 26, *A. domestica*) sous forme de polygones de variation. Afin de rendre plus comparables les variations de l'élytre et de l'aile pour chacun des sexes de ces espèces, les différentes classes élaborées d'après les données des mesures ont été traduites en pourcentage de la moyenne, et, pour chaque sexe, l'élytre et l'aile ont été représentés sur le même graphique.

TABLEAU IV (*A. domestica*).

MALES (fig. 26, A).

Élytre.			Aile.		
Classes (mm.).	Fré- quences.	% moy.	Classes (mm.).	Fré- quences.	% moy.
9,5	1	80,3	14	8	82,4
10	3	84,6	15	33	88,3
10,5	9	88,8	16	39	94,2
11	18	93	17	52	100,1
11,5	58	97,2	18	36	106
12	64	101,5	19	15	111,9
12,5	35	105,7	20	11	117,8
13	10	109,9	21	5	123,7
13,5	2	114,2	22	1	129,6
200			200		

FEMELLES (fig. 26, B).

Élytre.			Aile.		
Classes (mm.).	Fré- quences.	% moy.	Classes (mm.).	Fré- quences.	% moy.
9,5	1	79,6	14,5	2	79,3
10	1	83,8	15,5	10	84,7
10,5	10	88	16,5	31	90,2
11	26	92,2	17,5	30	95,7
11,5	40	96,3	18,5	29	101,2
12	53	100,5	19,5	34	106,6
12,5	40	104,7	20,5	43	112
13	22	108,8	21,5	18	117,6
13,5	7	113,7	22,5	3	123
200			200		

L'examen de la figure 25 (*G. bimaculatus*) montre que l'aile varie dans les deux sexes, sensiblement dans les mêmes proportions que l'élytre. Il apparaît donc que, dans cette espèce, toujours macroptère, l'aile ne pré-

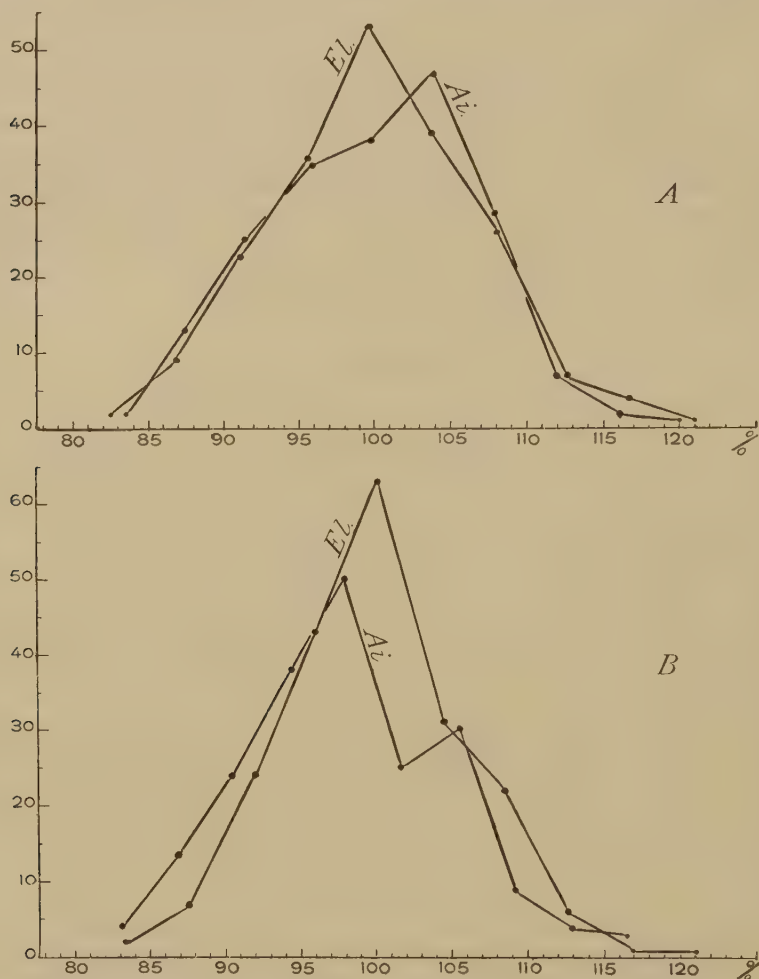


Fig. 25. — *G. bimaculatus* : polygones de variation comparée de l'aile et de l'élytre ; A, mâles ; B, femelles ; en ordonnées, les fréquences ; en abscisses, les longueurs en pourcentage de la moyenne.

sente pas de variation importante par rapport à l'élytre et semble donc stable par rapport à ce dernier.

En ce qui concerne *A. domestica*, par contre, la figure 26 indique, pour les deux sexes, un plus grand étalement de la variation de l'aile par rapport à celle de l'élytre, tout comme si l'aile possédait dans cette espèce une plus grande malléabilité, une plus grande plasticité que l'élytre. Nous verrons par la suite que, dans les espèces polymorphes, le polymorphisme porte

d'abord sur l'aile et que, dans les espèces habituellement brachyptères, à macroptérisme sporadique, accidentel, les femelles accèdent plus fréquemment et plus facilement à l'état macroptère (*G. campestris*, *Pt. heydeni*).

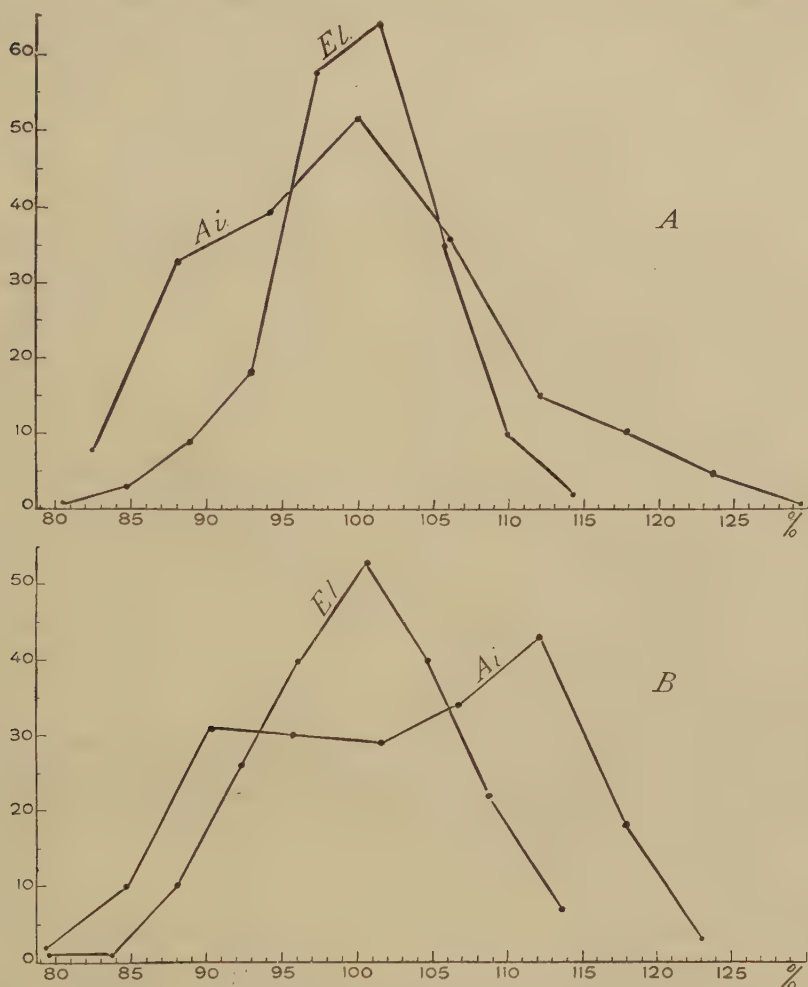


Fig. 26. — *A. domestica* : polygones de variation comparée de l'aile et de l'élytre; A, mâles B, femelles; en ordonnées, les fréquences; en abscisses, les longueurs en pourcentage de la moyenne.

Or l'examen de la courbe de variation de l'aile femelle chez *A. domestica* (fig. 26, B) montre un plateau tendant vers la réalisation de deux sommets [un phénomène identique se manifeste également chez *G. bimaculatus* femelle (fig. 25, B), mais est beaucoup moins accentué].

D'après ce qui précède, on constate donc que certaines espèces, connues sous une seule forme (ici macroptères), sont très stables au point de vue alaire (*G. bimaculatus*), alors que d'autres (*A. domestica*) montrent déjà

une certaine plasticité de l'aile qu'il semble possible d'interpréter comme une tendance au polymorphisme (interprétation renforcée encore par le fait que, chez la femelle, on dénote l'ébauche de deux sommets dans la courbe de variation de l'aile), tendance ici à peine indiquée, mais dont nous verrons la réalisation complète au cours de l'étude des espèces suivantes.

2. — Espèces connues sous deux formes.

Gryllus campestris L. (le Grillon champêtre).

Cette espèce se présente sous une forme brachyptère commune et une forme macroptère rare (fig. 27). Chez la forme brachyptère, les ailes ne sont nullement avortées, mais simplement raccourcies et ne dépassent pas les élytres ; elles sont bien développées malgré leurs dimensions réduites, et leur nervation, en particulier, est très reconnaissable. Dans les ouvrages de systématique, les caractères descriptifs de l'espèce *campestris* concernent toujours ceux de la forme brachyptère, et le caractère *ailes courtes* est l'un des principaux parmi ceux qui servent à dis-

Fig. 27. — Dimensions comparées des ailes de *G. campestris* : A, forme brachyptère ; B, forme macroptère.

tinguer cette espèce de l'espèce affine *bimaculatus* toujours macroptère.

A. Caractères alaires de la forme brachyptère. — Nos observations ont porté principalement sur des Insectes d'élevage, issus d'une souche provenant du Maine-et-Loire, et, à titre comparatif, sur quelques Insectes sauvages de même origine. Des mesures d'élytres et d'ailes au quart de millimètre près, portant sur 100 Grillons mâles et 100 Grillons femelles adultes d'élevage, ont donné les valeurs suivantes (tableau V) :

TABLEAU V

MALES.				FEMELLES.			
	Long. de l'élytre (mm).	Long. de l'aile (mm).	Rapport Ai/Él.		Long. de l'élytre (mm).	Long. de l'aile (mm).	Rapport Ai/Él.
<i>Minimum.</i>	14,25	9	0,57	<i>Minimum.</i>	12	9,25	0,65
<i>Maximum.</i>	17,75	13	0,85	<i>Maximum.</i>	18	14	0,86
<i>Moyenne.</i>	15,97	10,87	0,67	<i>Moyenne.</i>	15,14	11,66	0,76

Les points représentatifs de chacune de ces mesures sont figurés sur les graphiques (fig. 28, *b*, pour les mâles, et fig. 29, *b*, pour les femelles).

Les mesures effectuées sur les Grillons sauvages, sans être très significatives, en raison du petit nombre d'Insectes mesurés (25 Insectes de chaque sexe), permettent cependant de constater qu'en ce qui concerne la

seule longueur des organes alaires, et notamment les valeurs moyennes de celle-ci, les conditions d'élevage sont sans grande influence, et qu'en conséquence les mesures précédentes obtenues à partir d'Insectes élevés au laboratoire reflètent assez bien les caractéristiques de l'espèce consi-

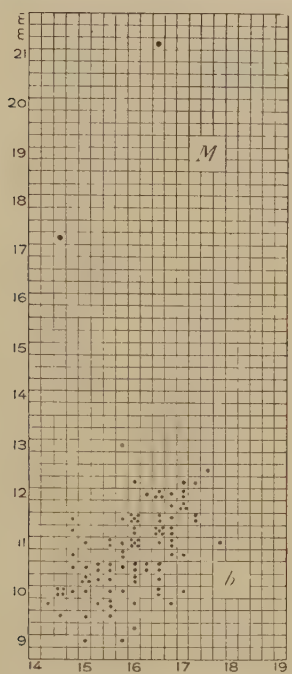


Fig. 28. — *G. campestris* mâles : représentation graphique montrant la séparation et l'absence d'intermédiaires entre brachyptères (*b*) d'élevage et macroptères (*M*) apparaissant sporadiquement en élevage ; en ordonnées, la longueur des ailes ; en abscisses, la longueur des élytres.

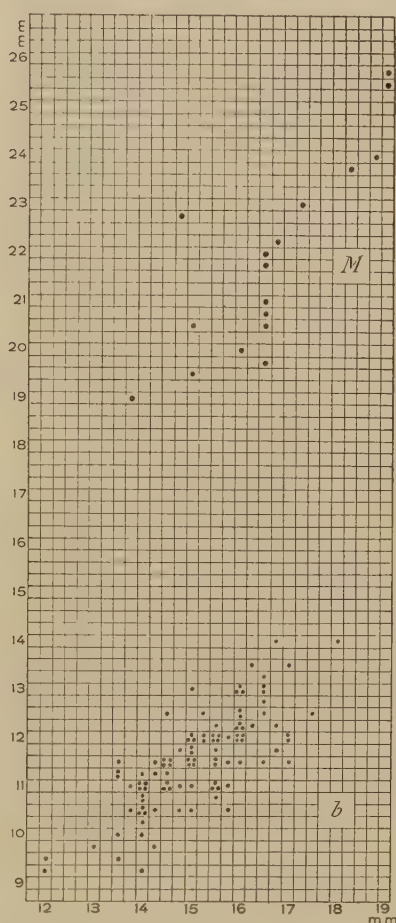


Fig. 29. — *G. campestris* femelles : mêmes explications que pour la figure précédente.

Fig. 29.

dérée ici. A titre d'indication, les valeurs obtenues sur les Grillons sauvages sont les suivantes (tableau VI) :

TABLEAU VI

MALES.			FEMELLES.				
<i>Long. de l'élytre (mm).</i>	<i>Long. de l'aile (mm).</i>	<i>Rapport Ai/Él.</i>	<i>Long. de l'élytre (mm).</i>	<i>Long. de l'aile (mm).</i>	<i>Rapport. Ai/Él.</i>		
<i>Minimum.</i>	15	8,75	0,58	<i>Minimum.</i>	13	10,50	0,73
<i>Maximum.</i>	19	12,25	0,70	<i>Maximum.</i>	16,25	13,50	0,83
<i>Moyenne.</i>	16,47	10,90	0,65	<i>Moyenne.</i>	15,34	11,71	0,76

B. Apparition sporadique et caractères alaires de la forme macroptère.

— a. *Dans la nature.* — Dans cette espèce, les formes macroptères observées ou capturées à l'état naturel sont en nombre infime. La plus ancienne observation remonte à 1838 ; RAMBUR signale, des environs de Montpellier, un *Gryllus* qu'il dénomme *hybrida* et qu'il pense être un hybride entre *G. bimaculatus* et *G. campestris*. En raison de sa remarque relative aux ailes longues, mais plus courtes cependant que chez *G. bimaculatus*, il s'agit très vraisemblablement d'un *G. campestris* macroptère.

KRAUSS (1886) décrit, de la vallée du Neckar, sous le nom de *caudata*, une variété femelle de *G. campestris* dont les ailes atteignent 22 millimètres de longueur. La figure qu'il en donne indique qu'il s'agit bien d'un Grillon champêtre.

PANTEL (1886) signale, d'Espagne, le cas isolé d'un exemplaire macroptère femelle de *G. campestris* en tous points semblable à celui décrit par KRAUSS.

En 1946, E. RABAUD et M.-L. VERRIER étudient un Grillon champêtre macroptère femelle de Fontenay-aux-Roses, dont les ailes mesurent 21 millimètres de longueur.

La descendance de tous ces Grillons, qui sont, autant que les auteurs le précisent, des femelles, n'a pas été suivie.

b. *En élevage.* — L'apparition d'individus macroptères chez *G. campestris* est également rarissime. M^{lle} G. COUSIN (*op. cit.*) a signalé le fait en notant que le phénomène concerne plus fréquemment les femelles que les mâles.

Dans nos propres élevages, nous avons également observé de rares apparitions d'imagos macroptères des deux sexes, mais également plus nombreux chez les femelles que chez les mâles. C'est ainsi que, sur plusieurs milliers de Grillons champêtres observés, nous avons compté 17 femelles macroptères et seulement 2 mâles.

Les caractéristiques alaires de ces Insectes sont, en gros, les suivantes :

Mâles : Longueur des élytres : 14,5 mm et 16,5 mm.

Longueur des ailes : 17,25 mm et 21,25 mm.

Femelles : Longueur des élytres : maximum 19 millimètres, minimum 13,75 mm.

Longueur des ailes : maximum 25,75 mm, minimum 19 millimètres.

Les points représentatifs de chacune des mesures effectuées sont indiqués figure 28, M, pour les mâles, et figure 29, M, pour les femelles. En raison du petit nombre de mâles observés, la figure 28 est assez peu significative ; par contre, la figure 29, concernant les femelles, indique l'existence de deux nuages de points, l'un (*b*) concernant la forme brachyptère, l'autre (M) relatif à la forme macroptère. On note l'absence d'individus intermédiaires entre les deux formes ; nous n'en avons pour ainsi dire jamais vu apparaître spontanément, du moins dans nos élevages. Un examen attentif de quelques exemplaires qui auraient pu être considérés comme tels a montré que les ailes avaient subi une mauvaise mue imaginale et auraient

dû normalement être plus développées ; ces exemplaires n'ont pas été retenus. Notons en passant, et d'après l'examen des figures précédentes, que, dans les exemplaires macroptères, seules les ailes s'accroissent considérablement, alors que les élytres (sauf dans les très grands exemplaires) conservent sensiblement les dimensions de ceux des brachyptères.

Rappelons un fait important déjà signalé (chap. I) et qui concerne la vitesse du développement larvaire. Dans tous les cas où le hasard nous a permis de l'observer avec certitude, nous avons pu constater que le développement larvaire des individus macroptères était accéléré et que notamment le 9^e stade durait une dizaine de jours seulement, contre trente à cinquante jours en général dans la forme brachyptère. Ce stade correspond dans la nature à la période d'hibernation. Sans vouloir discuter ici sur la signification exacte du terme *diapause*, nous l'utiliserons, en raison de sa commodité, au cours de ce mémoire, pour désigner ce ralentissement important du développement au cours du 9^e stade larvaire dans la forme brachyptère. D'ailleurs, l'observation des larves à ce stade montre que celles-ci sont moins actives qu'aux stades précédents et qu'au stade suivant et qu'elles se nourrissent moins. D'autre part, une étude sommaire de la croissance pondérale portant sur une vingtaine de larves isolées nous a montré que le poids s'accroît normalement pendant les quatre ou cinq premiers jours du stade, puis passe par une longue période où la croissance est minime ou oscillante, pour reprendre ensuite régulièrement au cours des quatre ou cinq derniers jours avant la mue suivante. Nous insistons un peu ici sur cette notion de ralentissement du développement ; c'est sur elle que sera basée, en effet, l'étude expérimentale du chapitre suivant, qui nous dira dans quelle mesure il existe une relation entre la vitesse du développement et l'apparition des formes macroptères.

Précisons qu'à plusieurs reprises des tentatives de croisement entre femelles macroptères apparues en élevage et mâles brachyptères normaux ont toujours abouti à l'obtention de brachyptères tant en première qu'en seconde génération. *Le macroptérisme chez G. campestris ne semble donc pas héréditaire.*

C. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires. — Cinquante larves de chaque sexe ont été examinées au cours de chacun des deux derniers stades larvaires, alors que les ptérothèques sont en situation dorsale. Les mesures de longueur faites avec une précision de 1/20 de millimètre ont donné les valeurs suivantes (tableau VII) ci-contre :

Ces valeurs permettent de constater que le rapport $Ai/Él$ décroît dans les deux sexes quand l'Inscète passe du stade protonymphal au stade deutonymphal. Il y a dysharmonie de croissance entre l'aile et l'élytre, ce dernier s'accroissant plus rapidement que l'aile. En passant à l'imago, ces rapports deviennent, comme on l'a vu précédemment, égaux à 0,67 chez les mâles et 0,76 chez les femelles. En somme, en ce qui concerne la seule forme brachyptère, le brachyptérisme imaginal est déjà inscrit chez la larve, au moins aux derniers stades.

TABLEAU VII

MALES.				FEMELLES.			
PROTONYMPHES.				PROTONYMPHES.			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
<i>Minimum.</i>	2,15	2,25	1,05	<i>Minimum.</i>	2	2,30	1,14
<i>Maximum.</i>	3,50	3,85	1,14	<i>Maximum.</i>	3,25	3,80	1,23
<i>Moyenne.</i>	2,74	3,04	1,10	<i>Moyenne.</i>	2,70	3,16	1,17
DEUTONYMPHES.				DEUTONYMPHES.			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
<i>Minimum.</i>	4,15	4,40	1,02	<i>Minimum.</i>	4,20	4,65	1,06
<i>Maximum.</i>	6,20	6,45	1,08	<i>Maximum.</i>	5,70	6,45	1,17
<i>Moyenne.</i>	5,21	5,50	1,05	<i>Moyenne.</i>	5,19	5,83	1,13

Pour la forme macroptère, l'examen des ébauches alaires larvaires ne permet pas de prévoir son apparition. En effet, dans les quelques cas où il nous a été possible de recueillir la dernière exuvie larvaire après la mue imaginale d'un individu macroptère, les mesures effectuées, et en particulier le rapport *Ai/Él*, se sont toujours montrées identiques aux valeurs obtenues dans le cas de la forme brachyptère. Le macroptérisme n'est donc pas discernable chez la larve, et il ne se différencie qu'au cours du dernier stade larvaire, par suite d'une croissance plus intense des tissus à l'intérieur de la ptérothèque, sans que les dimensions externes de celle-ci soient modifiées.

En résumé, l'étude des ébauches larvaires ne permet de prévoir que la réalisation d'une seule des formes, à savoir, ici, la forme brachyptère.

D. Cas des individus néoténiques. — M^{lle} G. COUSIN (1938) a étudié en détail et décrit sous le nom de *néoténiques* (1) certains individus de *G. campestris* à caractères morphologiques spéciaux, ayant conservé des caractères larvaires, associés à un certain nombre de caractères imaginaires ; parmi ces derniers, on remarque principalement les élytres et les ailes qui, ayant la même morphologie et la même position que chez les imagos, sont cependant de dimensions réduites.

Dans nos propres élevages, il nous a été donné d'observer également, à maintes reprises, l'apparition de tels exemplaires aberrants. Nous avons signalé (R. SELLIER, 1947) que ces Insectes omettent toujours le dernier stade larvaire et qu'ils passent directement du stade protonymphal,

(1) Tout au long de ce mémoire, nous avons utilisé le terme néoténique dans le même sens que M^{lle} G. COUSIN (1938) pour désigner des Insectes ayant acquis les caractères imaginaires tout en retenant certains caractères larvaires (notamment ceux des glandes accessoires de l'appareil génital). Nous devons souligner cependant qu'actuellement ce terme est couramment employé dans un sens légèrement différent.

d'ailleurs toujours très court, au stade imaginal, et nous avons précisé (R. SEILLIER, 1951, *a*) que, chez eux, la glande prothoracique disparaît après cette dernière mue, comme elle le fait après une mue imaginale normale.

Un observateur non averti, rencontrant cette forme de *G. campestris*, pourrait donc se demander s'il n'y a pas lieu de considérer ces Insectes comme étant microptères par rapport aux deux autres formes ci-dessus étudiées. A notre avis, il n'y a pas lieu de la considérer comme telle, mais simplement comme un cas tératologique de développement, ayant son origine dans l'omission du dernier stade larvaire, ce qui explique les dimensions réduites des organes du vol.

M^{lle} G. COUSIN (*op. cit.*) a, par ailleurs, noté que cette anomalie n'est pas héréditairement transmissible, les mâles ne se reproduisant pas et les femelles, croisées avec des mâles normaux, ne donnant pas, dans leur descendance, un pourcentage plus élevé qu'à l'ordinaire de sujets néoténiques. Néanmoins, certaines observations faites sur les dimensions des organes alaires de ces Insectes méritent d'être signalées.

Les mesures de longueur de l'élytre et de l'aile de 25 individus néoténiques de chaque sexe ont donné les résultats suivants (tableau VIII) :

TABLEAU VIII

MALES.			FEMELLES.				
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
	—	—	—		—	—	—
<i>Minimum.</i>	6	4	0,66	<i>Minimum.</i>	6	5,75	0,79
<i>Maximum.</i>	8,75	8,50	1	<i>Maximum.</i>	8	7,75	1
<i>Moyenne.</i>	7,44	5,46	0,76	<i>Moyenne.</i>	6,96	6,35	0,92

On remarquera que, si les longueurs absolues des élytres et des ailes sont loin d'atteindre la longueur imaginale, la moyenne des rapports Ai/Él est sensiblement intermédiaire entre le rapport des deutonymphes (mâles : 1,05 ; femelles : 1,13) et celui des imagos (mâles : 0,67 ; femelles : 0,76). Les dimensions relatives de l'élytre et de l'aile, qui ne sont pas les mêmes que chez l'adulte, bien que ces appendices soient ceux des adultes par leur nervation et leur disposition, peuvent donc être, dans une certaine mesure, considérées encore comme un caractère larvaire retenu par les néoténiques.

D'autre part, le fait que l'aile est proportionnellement plus grande par rapport à l'élytre que chez les imagos normales peut être attribué soit à ce que la régression normale de l'aile par rapport à l'élytre se serait effectuée au cours du stade deutonymphal qui a été omis, soit à ce que, dans ce cas particulier, le stade protonymphal est très court, comme dans le cas de la production des macroptères, et qu'il existe peut-être, également ici, une relation entre ce phénomène et la longueur de l'aile.

En résumé, *G. campestris* apparaît comme une espèce dont le dimorphisme alaire se présente comme un phénomène rare, la forme la plus

courante étant la forme brachyptère, la forme macroptère n'apparaissant que sporadiquement, tant en élevage que dans la nature. D'après nos observations, ce phénomène ne semble pas être héréditaire, mais résulterait plutôt d'un accident physiologique se produisant au cours du développement larvaire, sa rareté même permettant difficilement de penser à l'intervention de facteurs externes qui ne manqueraient certainement pas d'agir sur un plus grand nombre d'individus. Il n'est pas impossible, cependant, d'admettre qu'il existe sans doute des races ayant tendance à produire un plus grand nombre de macroptères que d'autres. Enfin, l'apparition du macroptérisme est imprévisible chez les larves puisque les ébauches des organes du vol se présentent sous le même aspect et avec les mêmes dimensions dans l'une et l'autre forme.

Pteronemobius heydeni Fischer.

Ce minuscule Grillon, hôte des marécages, est connu de l'Europe centrale et méridionale et d'une partie de l'Asie. Comme *G. campestris*, c'est sous la forme à ailes réduites (microptère) qu'il existe le plus communément, du moins dans la partie occidentale de son habitat, où la forme macroptère est rarissime.

Toute l'étude de *Pt. heydeni* faite ici porte sur une souche provenant des bords de l'étang de Paimpont (Ille-et-Vilaine).

A. Caractères alaires de la forme microptère. — Alors que, chez *G. campestris*, les ailes sont seules sensiblement raccourcies, ici les élytres sont également brefs et tronqués, surtout chez les femelles. Les ailes sont minuscules et froissées, et la nervation n'est pas reconnaissable ; nous considérons donc cette forme comme étant microptère.

a. *Caractéristiques alaires des imagos.* — Nous avons mesuré avec une précision de l'ordre de 1/20 de millimètre la longueur des élytres et des ailes de 25 mâles et 25 femelles. En raison de la difficulté et de la réussite toujours aléatoire de l'élevage de cette espèce peu prolifique, il ne nous a pas été possible de sacrifier un plus grand nombre d'Insectes. Néanmoins, les quelques valeurs obtenues sont déjà susceptibles de fournir des indications. Les principales caractéristiques ont été consignées dans le tableau IX.

TABLEAU IX

	MALES.				FEMELLES.		
	Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.		Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.
<i>Minimum.</i>	3,50	1,15	0,28	<i>Minimum.</i>	2,85	1,20	0,33
<i>Maximum.</i>	4,50	1,75	0,48	<i>Maximum.</i>	3,80	1,60	0,49
<i>Moyenne.</i>	3,95	1,40	0,36	<i>Moyenne.</i>	3,30	1,45	0,44

Les points représentatifs de la longueur de l'aile en fonction de la longueur de l'élytre sont reportés figure 30, A, *m*, pour les mâles, et figure 30, B, *m*, pour les femelles.

L'examen de ces figures indique d'ores et déjà que, dans deux sexes, la longueur de l'aile n'atteint même pas la moitié de la longueur de l'élytre

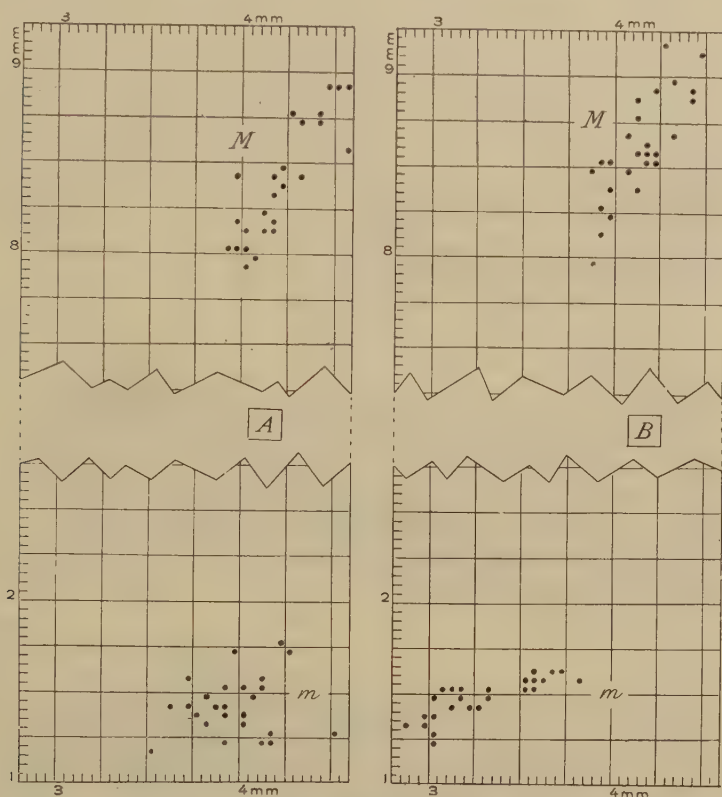


Fig. 30. — *Pteronemobius heydeni* : représentation graphique montrant la séparation et l'absence d'intermédiaires entre macroptères (*M*) et microptères (*m*); A, mâles; B, femelles; en ordonnées, la longueur des ailes; en abscisses, la longueur des élytres.

et qu'à longueurs d'ailes comparables les mâles possèdent des élytres plus longs que les femelles.

b. *Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires.* — Un simple examen préliminaire des larves à l'avant-dernier et au dernier stade larvaire, alors que les ptérothèques sont en situation dorsale, montre que les ébauches des ailes sont nettement plus grandes que les ébauches des élytres. Des mesures au 1/20 de millimètre, faites sur 25 larves de chaque sexe au dernier stade larvaire, donnent les indications suivantes (tableau X) :

TABLEAU X

MALES.				FEMELLES.			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
<i>Minimum.</i>	1,25	1,95	1,42	<i>Minimum.</i>	1,15	1,95	1,47
<i>Maximum.</i>	1,55	2,20	1,63	<i>Maximum.</i>	1,50	2,55	1,74
<i>Moyenne.</i>	1,40	2,12	1,54	<i>Moyenne.</i>	1,32	2,15	1,63

En comparant ces chiffres avec ceux obtenus précédemment pour les adultes, on constate que, si l'élytre s'accroît en passant à la forme imaginale,

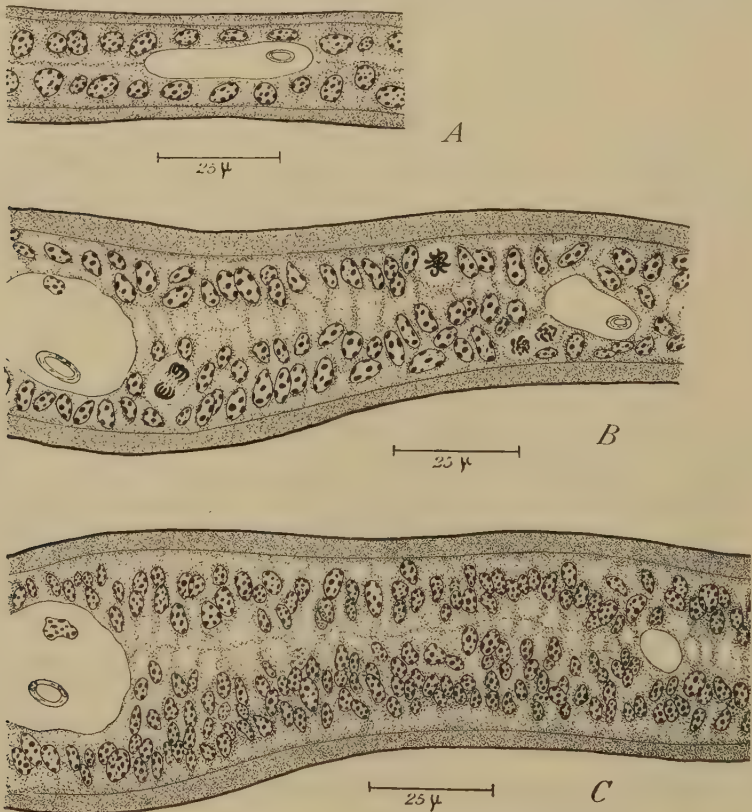


Fig. 31. — *Pt. heydeni* : A, coupe transversale dans les pterothèques quelques heures après la dernière mue larvaire (aspect identique pour l'aile et pour l'élytre) ; B, coupe transversale dans les pterothèques trois jours après la dernière mue larvaire ; on note des mitoses (aspect identique pour l'aile et pour l'élytre) ; C, coupe transversale dans les pterothèques, faite ultérieurement, montrant encore un aspect identique pour l'aile et pour l'élytre, mais c'est là le maximum de développement de l'aile avant son entrée en dégénérescence.

il n'en est pas de même pour l'aile, qui montre une régression importante, si bien que l'aile de l'adulte est plus petite que sa propre ébauche larvaire. On a en effet, pour les mâles, une longueur moyenne de l'aile larvaire de

2,12 mm et, pour les femelles, de 2,15 mm, alors que ces longueurs, chez les adultes, ne sont plus respectivement que 1,40 mm et 1,45 mm et que la valeur moyenne du rapport Ai/El passe de 1,54 et 1,63 à 0,36 et 0,44.

On peut donc supposer que l'aile dégénère à l'intérieur de son fourreau

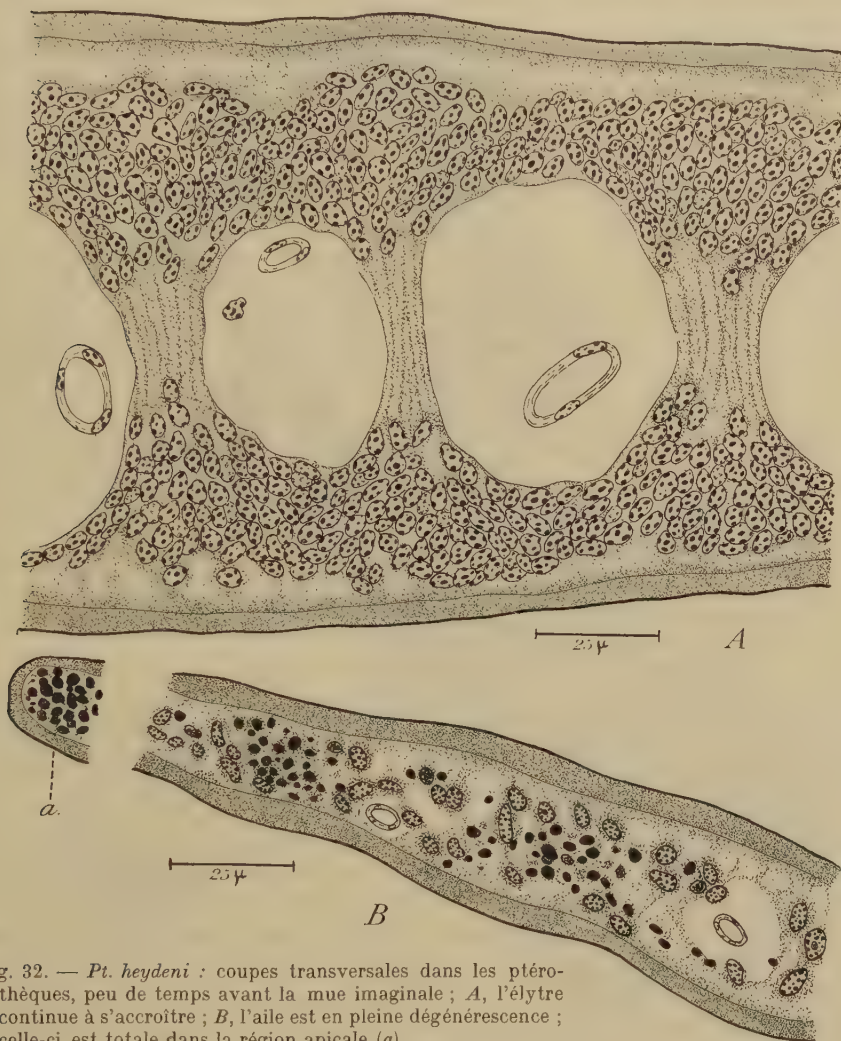


Fig. 32. — *Pt. heydeni* : coupes transversales dans les ptérothèques, peu de temps avant la mue imaginale ; A, l'élytre continue à s'accroître ; B, l'aile est en pleine dégénérescence ; celle-ci est totale dans la région apicale (a).

dès le début du dernier stade larvaire, ou bien qu'elle subit une dégénérescence après un début d'évolution au cours de ce dernier stade. En fait, une étude histologique des ptérothèques au cours du dernier stade larvaire, étude que nos observations nous ont amené à faire, montre que cette seconde hypothèse est la seule exacte.

Des coupes transversales pratiquées dans les ptérothèques quelques heures seulement après la mue pré-imaginale (début du stade deuto-

nymphal) montrent une structure identique pour l'élytre et l'aile (fig. 31, A). De deux à quatre jours après la mue, on note des mitoses (fig. 31, B), les élytres et les ailes s'accroissant régulièrement et d'une manière comparable (fig. 31, C). A partir de ce stade, l'élytre continue sa croissance, les



Fig. 33. — *Pt. heydeni* : la mue imaginale est imminente ; A, représentation schématique d'une coupe transversale dans l'ébauche de l'élytre ; celui-ci, bien développé, est plissé à l'intérieur de sa gaine ; B, détail de l'un des replis.

cellules se multipliant activement (fig. 32, A), tandis que l'aile entre brusquement en dégénérescence (fig. 32, B), dégénérescence caractérisée par la présence de nombreux noyaux pycnotiques, la chromatine se résolvant en boules chromophiles rapidement résorbées, et par la dislocation de l'édifice cellulaire. La dégénérescence se produit sur toute la longueur et

l'épaisseur de l'aile et est totale au niveau des bords antérieurs et postérieurs et dans la région apicale (fig. 32, B, a). La régression de l'aile se fait donc autant en largeur qu'en longueur. Des coupes pratiquées immédiatement avant la mue imaginale montrent l'élytre bien développé (fig. 33, A, B), maintenant plissé à l'intérieur de la ptérothèque, après son décollement de l'exuvie qui va être abandonnée, tandis que l'aile au même instant (fig. 34, A, B), après s'être décollée de l'exuvie, s'est rétractée à l'intérieur de sa gaine dont elle n'occupe plus qu'une faible partie. La figure 34, B, montre les dernières traces des noyaux pycnotiques.

Ajoutons que quelques traces de dégénérescence sont également visibles

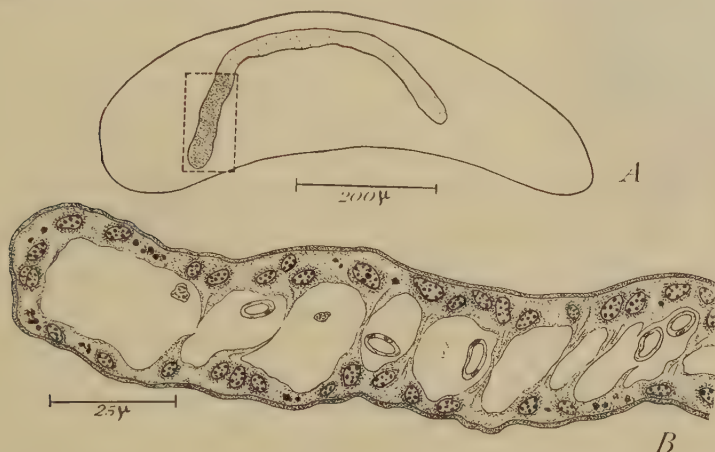


Fig. 34. — *Pt. heydeni* : la mue imaginale est imminente ; A, représentation schématique d'une coupe transversale dans l'ébauche de l'aile ; celle-ci, très dégénérée et non plissée, n'occupe qu'une faible partie de la gaine ; B, détail de l'aile ; on note encore la présence de quelques noyaux pycnotiques.

dans l'ébauche de l'élytre, mais uniquement dans la région apicale. Ces observations expliquent le mécanisme de la régression de l'aile et le fait que l'on observe des ailes imaginaires plus petites que leurs ébauches, en même temps que l'on constate une légère troncature des élytres, à l'apex. La mue imaginale est donc ici, au moins en ce qui concerne les ailes, une véritable mue régressive, dans une certaine mesure comparable au phénomène de mue régressive observé, dans certains cas, chez les Termites (GRASSÉ et NOÏROT, 1947).

B. Caractéristiques alaires de la forme macroptère (fig. 35). — Dans cette forme, les ailes dépassent toujours longuement les élytres dans les deux sexes. Nous avons déjà indiqué (chap. I) que cette variété, qui serait plus fréquente en Orient, est rarissime en France. Un seul exemplaire obtenu d'une larve recueillie dans la nature a été jusqu'à présent décrit (CHOPARD et BELLECROIX, 1928).

Dans nos élevages, nous avons observé également très rarement l'apparition d'individus macroptères, et, de même que chez *G. campestris*, la fréquence est plus grande chez les femelles que chez les mâles (environ 1 mâle pour 8 femelles). Par la suite, nous en avons obtenu une plus grande quantité après les croisements que nous étudierons plus loin. Comme CHOPARD et BELLECROIX (*op. cit.*), nous avons constaté une accélération dans le développement des macroptères par rapport aux brachyptères, phénomène comparable à celui que nous avons déjà signalé chez *G. campestris*.

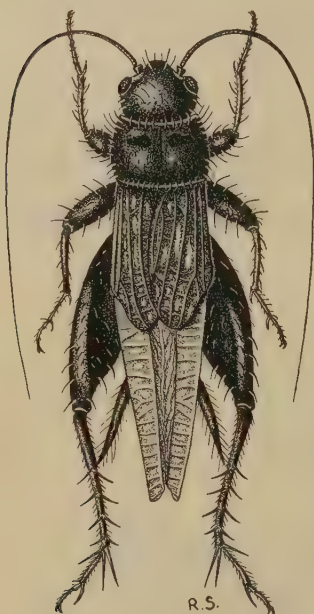


Fig. 35. — *Pteronemobius heydeni*:
femelle macroptère.

a. *Caractéristiques alaires des imagos.* — Les longueurs des élytres et des ailes de 25 mâles et 25 femelles adultes macroptères ont été mesurées. Ces mesures ont porté tant sur les individus apparus spontanément en élevage que sur des individus issus des croisements, les valeurs obtenues étant identiques dans les deux cas. Le tableau XI ci-dessous résume nos observations.

Les points représentatifs de ces mesures sont reportés sur les figures 30, A, M, pour les mâles, et 30, B, M, pour les femelles. L'examen de ces figures montre qu'il n'existe aucune forme de passage entre la forme microptère (*m*) et la forme macroptère (*M*), en ce qui concerne la longueur des ailes, et que ces deux formes sont, de ce point de vue, fort éloignées l'une de l'autre. On notera en outre que les élytres des formes macroptères, principalement chez les femelles, sont plus longs que dans les formes microptères, les autres dimensions du corps restant par ailleurs très comparables. Les élytres femelles, au lieu d'être tronqués comme dans la forme microptère (fig. 36, A), sont nettement plus aigus à l'apex (fig. 36, B).

TABLEAU XI

MALES.				FEMELLES.			
	Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.		Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.
<i>Minimum.</i>	3,90	7,90	1,88	<i>Minimum.</i>	3,25	8,10	2,01
<i>Maximum.</i>	4,55	8,90	2,13	<i>Maximum.</i>	4,45	9,15	2,19
<i>Moyenne.</i>	4,20	8,35	1,99	<i>Moyenne.</i>	4,12	8,52	2,09

On est donc frappé ici par l'allongement énorme des ailes par rapport

aux élytres, puisque le rapport $Ai/Él$ passe d'une valeur moyenne, pour les microptères, de 0,36 chez les mâles et de 0,44 chez les femelles à 1,99 chez les mâles et 2,09 chez les femelles, pour les macroptères, et ceci compte tenu malgré tout d'un certain allongement de l'élytre dans cette dernière forme.

b. *Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires.* — Les ptérothèques des larves au dernier stade, destinées à donner des imagos macroptères, ont des dimensions identiques à celles des larves devant donner des microptères et variant entre les mêmes limites. A ceci, il pourrait être objecté qu'il est donc difficile de distinguer ces deux sortes de larves. En réalité, la distinction est très aisée, car

les gaines alaires des futurs microptères sont plates et translucides aux approches de la mue imaginale, tandis que celles des futurs macroptères sont opaques et aussi épaisses que les ébauches élytrales.

Des coupes transversales pratiquées dans des ptérothèques de larves destinées à donner des imagos macroptères ne montrent aucune dégénérescence de l'aile qui se développe jusqu'à la mue imaginale parallèlement à l'élytre, qui ne dégénère pas, lui non plus, dans sa région apicale.

A la suite de ces observations on peut donc admettre que toutes les larves sont primitivement destinées à donner naissance à des imagos macroptères et que seul un phénomène physiologique, dont la nature est difficile à préciser, mais dont nous discuterons plus loin, et intervenant *in extremis*, provoque l'avortement des ailes dans la majorité des cas. C'est à une conclusion identique qu'arrivait d'ailleurs PANTEL (1896), par simple déduction et sans examen histologique. Cet auteur considérait les espèces de *Pteronemobius* comme étant virtuellement macroptères, « une crise physiologique contemporaine des derniers stades larvaires étant la cause de la régression des ailes ». L'hypothèse de PANTEL fut appuyée peu de temps après par la découverte d'un individu macroptère chez *Pt. lineolatus* Brul., espèce voisine de *Pt. heydeni* et, comme cette dernière, habituellement connue sous la forme microptère (DOMINIQUE, 1897).

C. *Étude sommaire de la transmission héréditaire du caractère « macroptère ».* — Il nous avait paru intéressant de faire une analyse génétique dans le but de vérifier si le macroptérisme, tel qu'il est apparu dans nos élevages, est héréditairement transmissible. Les premiers résultats

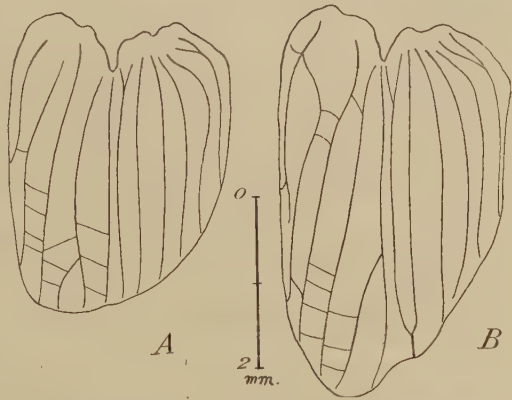


Fig. 36. — *Pt. heydeni* : A, élytre droit d'un individu femelle microptère ; B, élytre droit d'un individu femelle macroptère, à la même échelle ; noter le plus grand développement de la région apicale.

s'étant révélés assez complexes, une étude plus approfondie est actuellement en cours et fera l'objet d'un mémoire indépendant de ce travail. Nous donnons néanmoins ci-après les premiers résultats de nos observations préliminaires.

Signalons tout d'abord que cette espèce est toujours très peu prolifique ; les œufs, relativement gros par rapport à la taille de l'Insecte, sont peu nombreux. D'autre part, une mortalité assez élevée s'observe dans les élevages, qui demandent une attention toute spéciale.

Quatre femelles macroptères apparues spontanément en élevage ont été croisées chacune avec un mâle microptère de la forme courante.

Croisement n° 1 : ♀ macroptère × ♂ microptère.

F1 : une vingtaine d'éclosions ; 10 imagos (4 mâles, 6 femelles) ; 100 p. 100 de microptères.

Souche perdue accidentellement. Expérience non poursuivie en *F2*.

Croisement n° 2 : ♀ macroptère × ♂ microptère.

F1 : une quarantaine d'éclosions ; 25 imagos (11 mâles, 14 femelles) ; 100 p. 100 de microptères.

10 mâles et 10 femelles de cette génération, pris au hasard, ont été croisés entre eux pour donner la génération *F2*.

F2 : 200 éclosions environ ; 138 imagos (70 mâles, 68 femelles), dont 14 macroptères (5 mâles, 9 femelles), soit 10,14 p. 100, et 124 microptères (65 mâles, 59 femelles), soit 89,85 p. 100.

10 individus macroptères de *F2* (les 5 mâles et 5 femelles) (1) ont été croisés entre eux pour donner une génération *F3* issue de *M*, et une vingtaine de femelles microptères de *F2* croisées avec une vingtaine de mâles microptères de *F2* ont donné la génération *F3* issue de *m*.

F3 issue de M : 100 éclosions environ ; assez forte mortalité vers la fin de la vie larvaire ; 50 imagos (25 mâles, 25 femelles), dont 6 macroptères (4 mâles, 2 femelles), soit 12 p. 100, et 44 microptères (21 mâles, 23 femelles), soit 88 p. 100.

F3 issue de m : 250 éclosions environ ; très forte mortalité vers le fin de la vie larvaire ; 42 imagos (25 mâles, 17 femelles), dont 10 macroptères (6 mâles, 4 femelles), soit 23,80 p. 100, et 32 microptères (19 mâles, 13 femelles), soit 76,2 p. 100.

Croisement n° 3 : ♀ macroptère × ♂ microptère.

F1 : 25 éclosions environ ; 15 imagos (9 mâles, 6 femelles), 100 p. 100 de microptères.

Tous les insectes de *F1* croisés entre eux ont donné la génération *F2*.

F2 : 150 éclosions environ ; grosse mortalité larvaire ; 50 imagos (24 mâles, 26 femelles), dont 10 macroptères (4 mâles, 6 femelles), soit 20 p. 100, et 40 microptères (20 mâles, 20 femelles), soit 80 p. 100. Expérience non poursuivie en *F3*.

Croisement n° 4 : ♀ macroptère × ♂ microptère.

F1 : une cinquantaine d'éclosions ; 45 imagos (18 mâles, 27 femelles) ; 100 p. 100 de microptères.

(1) Femelles isolées dès la mue imaginale et dont la virginité est évidente. Celles dont la mue imaginale est passée inaperçue et qui auraient pu s'accoupler avec les mâles microptères du même lot n'ont pas été retenues.

10 mâles et 10 femelles de cette génération, pris au hasard, ont été croisés entre eux pour donner la génération F2.

F2 : 200 éclosions environ ; 143 imagos (74 mâles, 69 femelles), dont 54 macroptères (27 mâles, 27 femelles), soit 37,55 p. 100, et 89 microptères (47 mâles, 42 femelles), soit 62,45 p. 100.

10 mâles et 10 femelles (1) macroptères de F2 ont été croisés entre eux pour donner la génération F3 issue de M, et les individus microptères de F2 croisés entre eux ont donné la génération F3 issue de *m*.

F3 issue de M : 150 éclosions environ ; mortalité forte en fin de vie larvaire (en partie accidentelle) ; 50 imagos (14 mâles, 36 femelles), dont 4 macroptères (2 mâles, 2 femelles), soit 8 p. 100, et 46 microptères (12 mâles, 34 femelles), soit 92 p. 100.

F3 issue de m : grand nombre d'imagos ; 100 p. 100 de microptères qui, croisés entre eux, ont donné :

F4 issue de m : 100 p. 100 de microptères, qui, croisés entre eux, ont donné :

F5 issue de m : 100 p. 100 de microptères.

L'expérience a été interrompue à ce moment.

De ces quelques premiers résultats, on peut déjà conclure cependant que le microptérisme est ici un caractère dominant (100 p. 100 de microptères en F1 dans tous les croisements). Les grandes variations dans les proportions de macroptères en F2 (de 10,14 p. 100, à 37,55 p. 100, suivant les croisements) ne permettent pas, par ailleurs, de penser à un simple mécanisme mendélien pour la transmission du macroptérisme, d'autant plus que les résultats obtenus en F3 s'en éloignent encore. En attendant les résultats d'une analyse plus détaillée, on peut donc seulement supposer pour l'instant : soit que plusieurs gènes sont en cause, soit que l'apparition du caractère macroptère est liée à un facteur cytoplasmique.

Nous avons en outre remarqué que, d'une façon générale, les individus macroptères se reproduisent moins bien que les individus microptères. Un examen des gonades au moment de la méiose, qui se produit ici au cours du dernier stade larvaire, nous a permis de mettre en évidence, principalement chez les mâles macroptères, des anomalies qui expliqueraient la faible prolificité de cette catégorie d'Insectes, qui sont certainement en partie stériles, et, peut-être aussi, la grosse mortalité observée parfois à l'état larvaire. Certains de ces mâles possèdent des testicules normaux comme taille et comme aspect ; d'autres, par contre, possèdent un testicule sur les deux plus ou moins avorté ; d'autres, enfin, ont les deux testicules complètement dégénérés, sans trace dans leur intérieur d'éléments sexuels.

Un examen microscopique lors de la méiose révèle des faits assez particuliers. La figure 37, A, représente la métaphase hétérotypique de la méiose chez un mâle microptère de la forme courante ($2n = 10 + x$). Les figures 37, B, C, D, représentent la même phase de méiose aberrantes chez

(1) Voir note 1 page précédente.

des mâles destinés à devenir macroptères et possédant des testicules plus ou moins dégénérés. On remarque, outre l'aspect en chapelet des chromosomes, que le nombre de ceux-ci est modifié et même parfois difficile à apprécier avec certitude. Dans un même testicule, à côté des anomalies, peuvent se rencontrer des figures normales qui sont d'autant moins nombreuses que la glande est plus dégénérée.

Ces observations sont à rapprocher de celles de RAMME (1931), qui constate également l'avortement des gonades dans la forme macroptère

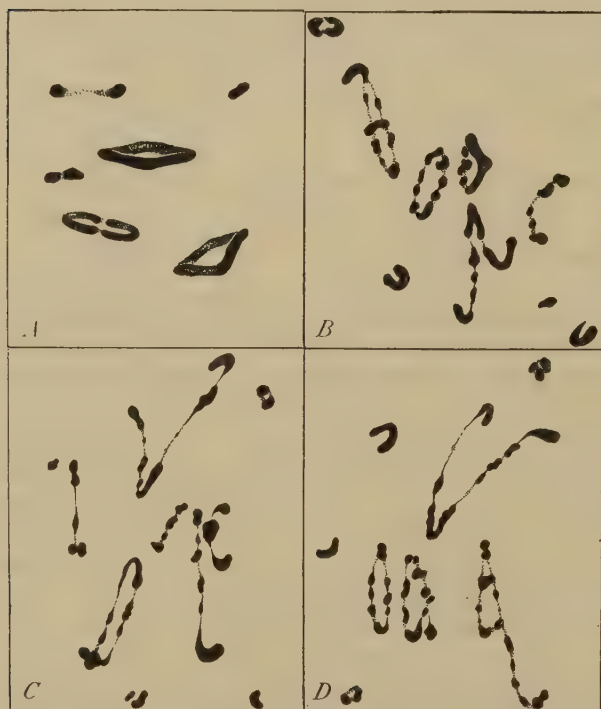


Fig. 37. — *Pt. heydeni* : A, méiose normale chez un mâle microptère ; métaphase hétérotypique ; B, C, D, méioses aberrantes chez des mâles macroptères (méthode à l'acéto-carmin).

(très rare) de *Metrioptera roeseli* (Orthop. ensif.), habituellement brachyptère. De même, R. POISSON (1924) note que, si, chez les Hémiptères aquatiques non polymorphes du point de vue alaire, l'évolution des cellules sexuelles mâles se présente avec une régularité parfaite, il ne semble pas en être de même chez les espèces polymorphes, où l'on observe des variations, tantôt dans le nombre des chromosomes germinaux, tantôt dans le comportement de l'hétérochromosome, et R. POISSON se demande si, « en présence de ces variations constatées dans l'évolution des cellules sexuelles mâles, il

n'existe pas une certaine relation de cause à effet entre cet état d'instabilité germinale et le polymorphisme présenté par certaines espèces ». Il est permis de se poser la même question en ce qui concerne *Pt. heydeni*, si l'on songe que dans la forme microptère, c'est précisément au moment où les gonades atteignent chez la larve leur complet développement et où s'effectue la gamétogenèse que se produit la dégénérescence des ailes à l'intérieur de leurs fourreaux larvaires. Inversement, dans la forme macroptère, au moment où apparaissent les anomalies dans la gamétogenèse, les ailes n'entrent pas en régression et poursuivent au contraire leur croissance. Il est évident qu'il est bien difficile de préciser davantage la cause de cette relation possible entre les anomalies germinales et le dimorphisme

alaire. Ces faits confirment également les vues de PANTEL (*op. cit.*), lorsqu'il faisait allusion à une crise physiologique contemporaine des derniers stades larvaires, crise aboutissant habituellement à l'avortement des ailes chez *Pteronemobius*.

En résumé, *Pt. heydeni* et très vraisemblablement l'espèce voisine *Pt. lineolatus* se distinguent de l'espèce précédente par le fait que l'on assiste ici non pas au simple ralentissement de la croissance de l'aile dans la forme microptère, mais à une dégénérescence de l'aile destinée primitivement à devenir longue, comme le montrent les dimensions des ébauches larvaires et son évolution au début du dernier stade, alors que, chez d'autres espèces, l'aspect des ébauches alaires laisse déjà préjuger de la nature de l'aile imaginale (1). Enfin la transmission héréditaire du macroptérisme apparaît pour l'instant comme un phénomène assez complexe, d'autant plus que l'on ignore dans quelle mesure les éléments germinaux aberrants sont susceptibles de prendre part à la fécondation.

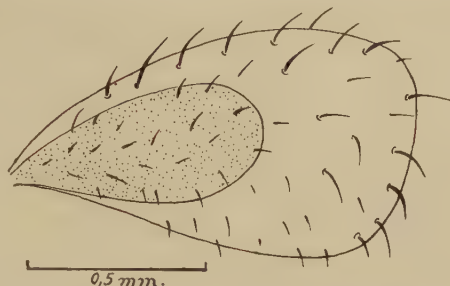


Fig. 38. — *Nemobius sylvestris* : mue imaginale imminente ; ébauche d'aile avec, à l'intérieur, vue par transparence, l'aile imaginale avortée.

Acheta xanthoneuroides Chopard.

Bien que la biologie de cette espèce nous soit assez mal connue, il semble que les deux formes vivent ensemble et soient aussi fréquentes l'une que l'autre. Comme nous l'avons précisé, nous n'avons pu étudier *A. xanthoneuroides* que très sommairement et rapidement, aussi ne donnerons-nous ici que de brèves indications relatives à son appareil alaire.

A. Caractéristiques alaires des imagos. — Pour chacune des formes, nous avons mesuré la longueur des élytres et des ailes de 50 adultes mâles et 50 adultes femelles. Les résultats globaux de ces mesures sont donnés tableau XII ci-dessous, pour les macroptères, et tableau XIII, pour les brachyptères.

(1) Un examen comparatif fait chez *Nemobius sylvestris* Bosc, qui est toujours microptère, montre que, chez la larve au dernier stade, les ébauches alaires sont déjà très petites. Il existe d'ailleurs aussi ici une dégénérescence de l'aile à l'intérieur de son fourreau, si bien que l'aile imaginale sera de dimensions encore plus réduites que celles de son ébauche larvaire (fig. 38).

TABLEAU XII

Caractéristiques alaires de la forme MACROPTÈRE.

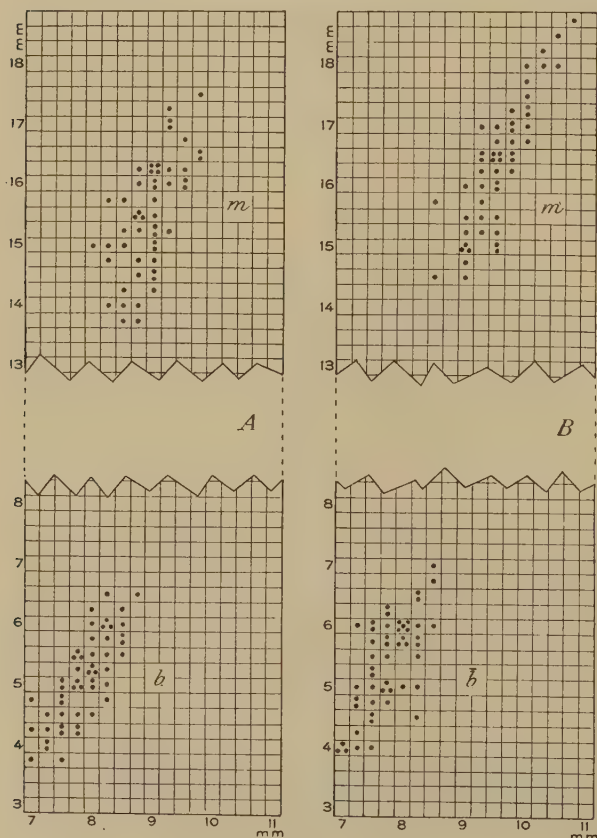
	MALES.				FEMELLES.		
	Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.		Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.
Minimum.	8	13,75	1,61	Minimum.	8,50	14,50	1,60
Maximum.	9,75	17,50	1,90	Maximum.	10,75	18,75	1,83
Moyenne.	8,90	15,40	1,80	Moyenne.	9,54	16,42	1,70

TABLEAU XIII

Caractéristiques alaires de la forme BRACHYPTÈRE.

	MALES.				FEMELLES.		
	Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.		Élytre (mm).	Aile (mm).	Ai/Él.
Minimum.	7	3,75	0,50	Minimum.	7	4	0,53
Maximum.	8,75	6,50	0,78	Maximum.	8,50	7	0,83
Moyenne.	7,88	5,14	0,66	Moyenne.	7,75	5,34	0,70

Les points représentatifs de toutes les mesures effectuées sont indi-



qués sur le graphique, figure 39, A (mâles) et figure 39, B (femelles) (*m*, macroptères; *b*, brachyptères).

L'examen de ce graphique montre que les deux formes, tant chez les mâles que chez les femelles, sont bien séparées l'une de l'autre et qu'il n'existe entre elles aucun intermédiaire en ce qui concerne la longueur de l'aile, qui seule varie notablement d'une forme à l'autre; l'élytre varie, par contre,

Fig. 39. — *Acheta xanthoneuroides* : représentation graphique montrant la séparation et l'absence d'intermédiaires entre macroptères (*m*) et brachyptères (*b*) ; A, mâles ; B, femelles ; en ordonnées, la longueur des ailes ; en abscisses, la longueur des élytres.

très peu de longueur. Ces deux formes ont, par ailleurs, des organes de dimensions identiques.

Les quelques autres observations que nous avons pu faire sur cette espèce nous permettent de dire que les deux formes semblent génétiquement fixées et que, *dans les croisements entre elles, la forme brachyptère apparaît comme étant dominante.*

TABLEAU XIV

Tableau résumant les mesures de longueur effectuées sur les ébauches alaires de 25 larves mâles et 25 larves femelles au stade protonymphal et au stade deutonymphal.

FORME MACROPTÈRE.

MALES.				FEMELLES.			
<i>Protonymphes.</i>				<i>Protonymphes.</i>			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
<i>Minimum.</i>	1,55	2	1,20	<i>Minimum.</i>	1,60	2	1,14
<i>Maximum.</i>	1,90	2,40	1,31	<i>Maximum.</i>	1,95	2,50	1,33
<i>Moyenne.</i>	1,68	2,11	1,26	<i>Moyenne.</i>	1,81	2,24	1,25
<i>Deutonymphes.</i>				<i>Deutonymphes.</i>			
<i>Minimum.</i>	2,80	4,05	1,34	<i>Minimum.</i>	2,95	4,15	1,34
<i>Maximum.</i>	3,25	4,45	1,44	<i>Maximum.</i>	3,75	5	1,46
<i>Moyenne.</i>	3,06	4,24	1,38	<i>Moyenne.</i>	3,19	4,55	1,40

FORME BRACHYPTÈRE.

MALES.				FEMELLES.			
<i>Protonymphes.</i>				<i>Protonymphes.</i>			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
<i>Minimum.</i>	1,45	1,55	1,03	<i>Minimum.</i>	1,30	1,45	1
<i>Maximum.</i>	1,65	1,75	1,06	<i>Maximum.</i>	1,80	1,85	1,11
<i>Moyenne.</i>	1,57	1,60	1,05	<i>Moyenne.</i>	1,58	1,66	1,05
<i>Deutonymphes.</i>				<i>Deutonymphes.</i>			
<i>Minimum.</i>	2,65	2,35	0,85	<i>Minimum.</i>	2,50	2,35	0,89
<i>Maximum.</i>	3	2,75	0,96	<i>Maximum.</i>	2,95	2,85	0,97
<i>Moyenne.</i>	2,84	2,56	0,90	<i>Moyenne.</i>	2,78	2,65	0,94

B. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires. —

Nous avons complété les données obtenues à partir des imagos par l'étude de 25 larves au stade protonymphal et de 25 larves au stade deutonymphal pour chaque sexe et pour chaque forme.

Les résultats des mesures de longueur effectuées avec une précision de 1/20 de millimètre sont résumés dans le tableau XIV ci-dessus.

L'examen de ce tableau indique que, notamment, le rapport $Ai/Él$ s'accroît dans la forme macroptère depuis le stade protonymphal jusqu'à la réalisation de la forme imaginale (tableau XII) qui aboutit à la forme macroptère. Par contre, ce même rapport, dans la forme brachyptère, ne cesse de décroître jusqu'à l'imago aux ailes réduites (tableau XIII).

En résumé, contrairement à ce qui a été observé chez *G. campestris* et *Pt. heydeni*, le macroptérisme et le brachyptérisme des imagos sont donc, dans cette espèce, déjà inscrits sur les ébauches alaires larvaires, et l'appartenance de l'imago future à l'une ou l'autre forme est déjà prévisible chez la larve.

3. — *Espèces connues sous trois formes.*

Nous admettrons tout d'abord les descriptions des trois formes de chacune des espèces suivantes, nous réservant de discuter ultérieurement, au cours de l'exposé, de la réalité effective de ces formes.

Acheta deserta Pallas.

Cette espèce, très répandue, se rencontre dans toute l'Europe, la Sibérie, le Turkestan et l'Afrique du Nord.

A. Caractéristiques alaires des imagos. — Les trois formes décrites sont les suivantes :

La forme typique : *deserta* Pallas, décrite de Russie, dans laquelle les élytres sont longs, atteignant l'extrémité abdominale dans les deux sexes, et les ailes, longuement caudées, dépassent largement les élytres.

La forme *tristis* Serville, décrite de Sardaigne, dans laquelle les élytres sont un peu raccourcis et les ailes sont plus courtes que les élytres.

La forme *melas* Charpentier, décrite de Hongrie, dont les élytres sont très courts dans les deux sexes et les ailes plus courtes encore que dans la forme précédente.

En somme, il existerait une forme macroptère et deux formes brachyptères. En Afrique du Nord, les trois formes vivraient mélangées (L. CHOPARD, 1943) ; dans d'autres régions, elles vivraient, au contraire, en état d'amixie plus ou moins complète ; c'est ainsi qu'en France il n'existe que la forme *melas*, à l'exclusion des deux autres ; en Orient, par contre, la forme *deserta* est la plus fréquente. La figure 40 indique les dimensions comparées des élytres et des ailes de ces trois formes. On remarquera que la réduction des élytres se fait, chez les mâles comme chez les femelles, par la diminution de longueur du champ apical, accompagnée d'une façon générale par la simplification de la nervation ; les élytres de la forme

melas, par exemple, sont nettement tronqués à l'apex par rapport à ceux de la forme *deserta*.

Les Insectes ici étudiés proviennent des environs de Toulon et de Montpellier, pour la forme *melas*, et de Nahallal (Israël), pour les formes *deserta* et *tristis*. Ayant reçu mélangées ces deux dernières formes susceptibles de se croiser, nous avons été dans l'obligation de les séparer en opérant un

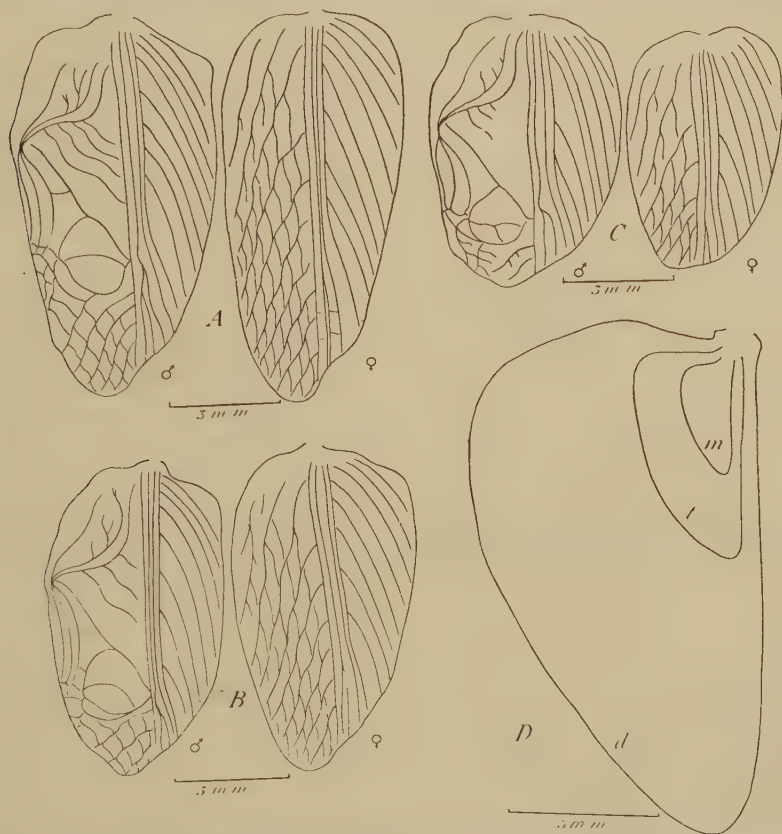


Fig. 40. — *Acheta deserta* : dimensions comparées des élytres dans les trois formes d'*A. deserta* : A, *A. deserta deserta* ; B, *A. deserta tristis* ; C, *A. deserta melas* ; D, dimensions comparées de l'aile dans les trois formes : d, *A. deserta deserta* ; t, *A. deserta tristis* ; m, *A. deserta melas*.

certain nombre de croisements par couples isolés ; l'isolement de chacune des deux formes a pu se faire assez rapidement.

Si la figure 40 représente l'aspect des organes du vol pour des Insectes caractéristiques de chacune des formes connues, une étude biométrique sommaire montre rapidement qu'il n'est pas toujours aisé de les séparer avec certitude, tout au moins en ce qui concerne les deux formes brachyptères.

Pour chacune des formes, nous avons mesuré les longueurs des élytres et des ailes de 100 Insectes mâles et de 100 Insectes femelles (au 1/20 de

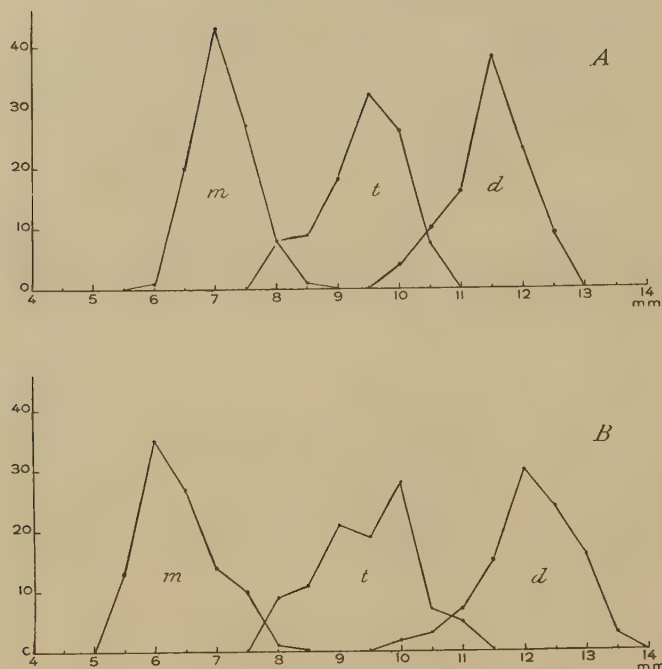


Fig. 41. — *A. deserta* : polygones de variation de la longueur des élytres des formes *deserta* (d), *tristis* (t) et *melas* (m); A, mâles; B, femelles; mesures portant sur 100 individus de chaque sexe et de chaque forme; en ordonnées, les fréquences; en abscisses, les longueurs.

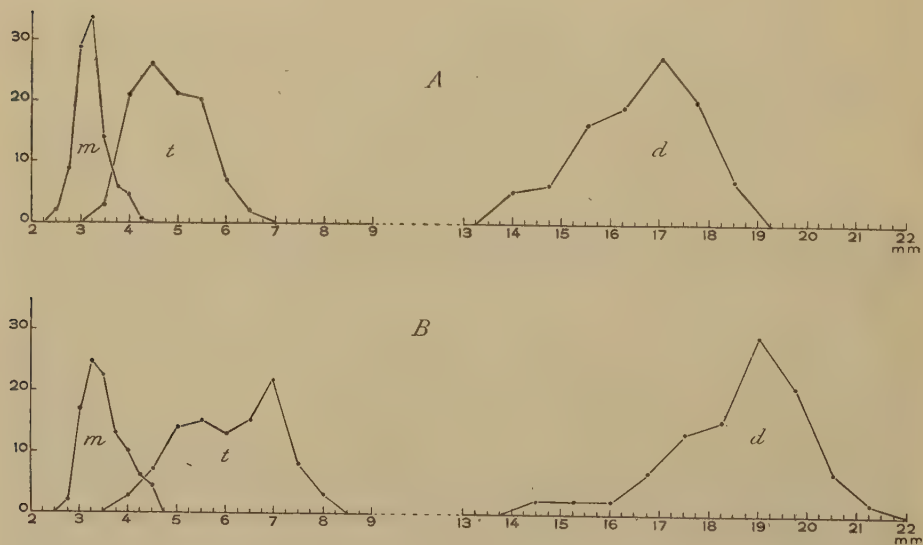


Fig. 42. — *A. deserta* : polygones de variation de la longueur des ailes, des formes *deserta* (d), *tristis* (t) et *melas* (m); A, mâles; B, femelles; mesures portant sur 100 individus de chaque sexe et de chaque forme; en ordonnées, les fréquences; en abscisses, les longueurs.

millimètre pour les formes *melas* et *tristis* et au 1/4 de millimètre pour la forme *deserta*). Les valeurs obtenues, réparties par classes, et leurs fréquences sont indiquées sur les tableaux XV, XVI et XVII, et sont reproduites graphiquement sous forme de polygones de variation (fig. 41, pour les élytres, et fig. 42, pour les ailes), les valeurs des classes étant choisies dans chaque cas de façon à obtenir une représentation des faits aussi correcte que possible. L'examen de la figure 41 relative aux élytres montre, tant chez les mâles (A) que chez les femelles (B), un certain chevauchement des polygones de variation de chacune des formes étudiées isolément.

En ce qui concerne les ailes (fig. 42), aussi bien pour les mâles (A) que pour les femelles (B), il est aisé de séparer la forme *deserta* de la forme *tristis*, aucun intermédiaire n'existant entre elles. Pour les formes *melas* et *tristis*, par contre, un certain chevauchement se produit encore, rendant la séparation malaisée et même impossible s'il s'agissait d'Insectes provenant d'une même population.

Précisons que les formes *melas* et *deserta* se sont montrées très stables. Les individus de chacune de ces formes, croisés entre eux et observés pendant un certain nombre de générations (17 générations pour la seule forme *melas*), ont toujours donné, au point de vue des mesures, des résultats identiques avec, notamment, une même amplitude de variation et des moyennes comparables. Il s'agit donc là de deux races génétiquement fixées, dont l'une au moins (*melas*) vit en France en état d'amixie par isolement géographique. Jamais nous n'avons vu apparaître d'individus *deserta* à partir de la souche *melas* et *vice versa*.

La forme *tristis*, au moins la forme que nous avons considérée, sur le vu des descriptions systématiques, comme étant la forme *tristis*, semble moins stable. Les graphiques que nous en donnons figure 41, A, *t*, et B, *t*, d'une part, et figure 42, A, *t*, et B, *t*, d'autre part, concernent des exem-

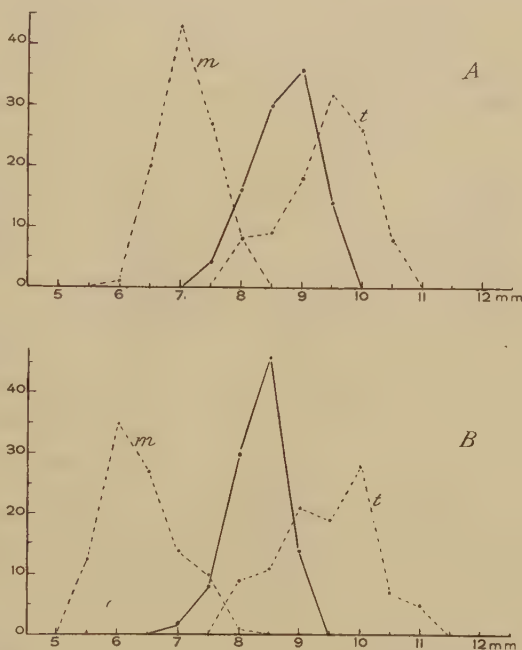


Fig. 43. — A. *deserta tristis* : polygones de variation de la longueur des élytres (A, mâles ; B, femelles) après quatre générations *in breed* ; mesures portant sur 100 individus de chaque sexe ; en pointillés sont reportés, à titre de comparaison, les polygones des formes *melas* et *tristis* empruntés à la figure 41 et reproduits à la même échelle ; en ordonnées, les fréquences ; en abscisses, les longueurs.

TABLEAU XV

A. deserta deserta.

ÉLYTRE (fig. 41, A, d).		MALES.		AILE (fig. 42, A, d).	
<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>		<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	
9,50	0		13,25	0	
10	4		14	5	
10,50	10	Classes de	14,75	6	Classes de
11	16	0,50 mm.	15,50	16	0,75 mm.
11,50	38		16,25	19	
12	23	Moy. =	17	27	Moy. =
12,50	9	11,46 mm.	17,75	20	16,60 mm.
13	0		18,50	7	
			19,25	0	
	100			100	

FEMELLES.

ÉLYTRE (fig. 41, B, d).		AILE (fig. 42, B, d).	
<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>
9,50	0	13,75	0
10	2	14,50	2
10,50	3	15,25	2
11	7	16	2
11,50	15	16,75	7
12	30	17,50	13
12,50	24	18,25	15
13	16	19	29
13,50	3	19,75	21
14	0	20,50	7
		21,25	2
		22	0
	100		100

TABLEAU XVI

A. deserta tristis.

MALES.

ÉLYTRE (fig. 41, A, t).

<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	
7,50	0	
8	8	
8,50	9	Classes de
9	18	0,50 mm.
9,50	32	
10	26	Moy. =
10,50	7	9,40 mm.
11	0	
	100	

AILE (fig. 42, A, t).

<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	
3	0	
3,50	3	
4	21	Classes de
4,50	26	0,50 mm.
5	21	
5,50	20	Moy. =
6	7	4,81 mm.
6,50	2	
7	0	
	100	

FEMELLES.

ÉLYTRE (fig. 41, B, t).

<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	
7,50	0	
8	9	
8,50	11	Classes de
9	21	0,50 mm.
9,50	19	
10	28	Moy. =
10,50	7	9,45 mm.
11	5	
11,50	0	
	100	

AILE (fig. 42, B, t).

<i>Classes</i> (mm).	<i>Fréquences.</i>	
3,50	0	
4	3	
4,50	7	Classes de
5	14	0,50 mm.
5,50	15	
6	13	Moy. =
6,50	15	6,10 mm.
7	22	
7,50	8	
8	3	
8,50	0	
	100	

TABLEAU XVII

A. deserta melas.

MALES.

ÉLYTRE (fig. 41, A, m).		AILE (fig. 42, A, m).	
Classes (mm).	Fréquences.	Classes (mm).	Fréquences.
5,50	0	2,25	0
6	1	2,50	2
6,50	20	2,75	9
7	43	3	29
7,50	27	3,25	34
8	8	3,50	14
8,50	1	3,75	6
9	0	4	5
		4,25	1
		4,50	0
	100		100

FEMELLES.

ÉLYTRE (fig. 41, B, m).		AILE (fig. 42, B, m).	
Classes (mm).	Fréquences.	Classes (mm).	Fréquences.
5	0	2,50	0
5,50	13	2,75	2
6	35	3	17
6,50	27	3,25	25
7	14	3,50	23
7,50	10	3,75	13
8	1	4	10
8,50	0	4,25	6
		4,50	4
		4,75	0
	100		100

TABLEAU XVIII

Acheta deserta tristis (4^e génération).

MALES.

ÉLYTRE (fig. 43, A).

AILE (fig. 44, A).

Classes (mm).	Fréquences.		Classes (mm).	Fréquences.	
—	—		—	—	
7	0		2,50	0	
7,50	4	Classes de	3	9	Classes de
8	16	0,50 mm.	3,50	30	0,50 mm.
8,50	30		4	40	
9	36	Moy. =	4,50	17	Moy. =
9,50	14	8,70 mm.	5	4	3,88 mm.
10	0		5,50	0	
	100			100	

FEMELLES.

ÉLYTRE (fig. 43, B).

AILE (fig. 44, B).

Classes (mm).	Fréquences.		Classes (mm).	Fréquences.	
—	—		—	—	
6,50	0		3	0	
7	2	Classes de	3,50	1	Classes de
7,50	8	0,50 mm.	4	8	0,50 mm.
8	30		4,50	20	
8,50	46	Moy. =	5	48	Moy. =
9	14	8,31 mm.	5,50	19	4,94 mm.
9,50	0		6	4	
			6,50	0	
	100			100	

plaires provenant de la première génération obtenue à l'état pur à partir de parents *tristis*, préalablement séparés de la forme *deserta*. Or, si, par la suite, cette variété n'a jamais donné naissance à aucun individu de type *deserta*, au cours des générations successives, elle s'est modifiée cependant du point de vue de la morphologie alaire, s'orientant ainsi vers la forme *melas*. C'est ainsi que, dès la quatrième génération en croisement *in breed*, nous avons obtenu les valeurs suivantes, d'après l'étude de 100 exemplaires

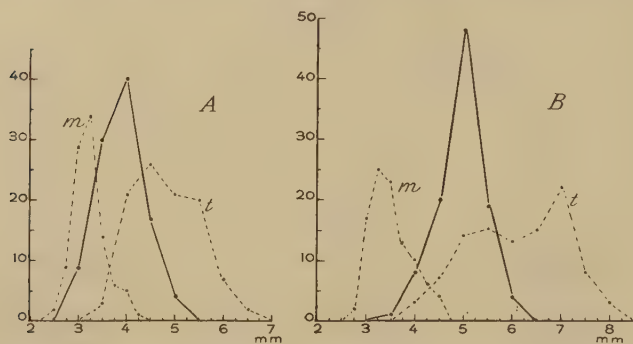


Fig. 44. — *A. deserta tristis* : polygones de variation de la longueur des ailes (A, mâles ; B, femelles) après quatre générations *in breed* ; mesures portant sur 100 individus de chaque sexe ; en pointillés sont reportés, à titre de comparaison, les polygones des formes *melas* et *tristis* empruntés à la figure 42 et reproduits à la même échelle ; en ordonnées, les fréquences ; en abscisses, les longueurs.

reproduites (en trait pointillé) sur les graphiques précédents. On remarque dans tous les cas un déplacement vers la forme *melas* des polygones de variation. Nous discuterons plus loin des variations de cette forme *tristis*.

B. Données fournies par l'étude des ébauches alaires larvaires. —

Les longueurs des ébauches élytrales et alaires de 50 larves de chaque sexe et pour chacune des trois formes ont été mesurées au stade protonymphal et au stade deutonymphal, avec une précision de 1/20 de millimètre. Les résultats sont consignés dans le tableau XIX, sous forme de moyennes, auxquelles ont été adjointes, à titre de comparaison, les moyennes obtenues à partir des mesures des ailes et des élytres chez les 100 imagos de chaque sexe et de chaque forme précédemment étudiées.

(1) Cette régression vers la forme *melas* s'est par la suite poursuivie ; c'est ainsi qu'en cinquième génération, les valeurs moyennes suivantes ont été obtenues : ♂, él., 8,65 mm ; ai., 3,70 mm ; ♀, él., 7,80 mm ; ai., 4,27 mm. Des mesures effectuées sur d'autres caractères de références (longueur du fémur postérieur, par exemple) montrent que ces derniers caractères restent identiques d'une génération à l'autre. Il ne s'agit donc pas d'une régression générale de toutes les dimensions d'une population, mais bien de la seule régression des organes alaires.

de chaque sexe (tableau XVIII) (1).

On constate un abaissement très net des moyennes. Ces données numériques ont été reproduites graphiquement (fig. 43, A et B, pour les élytres, et fig. 44, A et B, pour les ailes).

A titre comparatif, les courbes de variation concernant les formes *melas* et *tristis* figurées précédemment (fig. 41 et 42), ont été

TABLEAU XIX

Moyennes des mesures de longueur effectuées sur les élytres et les ailes de 50 larves de chaque sexe, pour chacune des trois formes, comparées aux moyennes fournies par les imagos.

MALES.				FEMELLES.			
	<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>		<i>Élytre</i> (mm).	<i>Aile</i> (mm).	<i>Ai/Él.</i>
Deserta.							
<i>Protonymphe.</i>	1,85	2,38	1,24	<i>Protonymphe.</i>	1,96	2,47	1,25
<i>Deutonymphe.</i>	3,73	4,79	1,28	<i>Deutonymphe.</i>	3,99	5,11	1,29
<i>Imago.</i>	11,46	16,60	1,48	<i>Imago.</i>	12,10	18,60	1,52
Tristis.							
<i>Protonymphe.</i>	1,61	1,77	1,08	<i>Protonymphe.</i>	1,74	1,84	1,09
<i>Deutonymphe.</i>	3,18	2,67	0,83	<i>Deutonymphe.</i>	3,20	2,77	0,90
<i>Imago.</i>	9,40	4,81	0,53	<i>Imago.</i>	9,45	6,10	0,63
Melas.							
<i>Protonymphe.</i>	1,56	1,56	1,00	<i>Protonymphe.</i>	1,61	1,69	1,05
<i>Deutonymphe.</i>	2,86	2,19	0,76	<i>Deutonymphe.</i>	2,63	2,40	0,94
<i>Imago.</i>	7,12	3,23	0,45	<i>Imago.</i>	6,38	3,50	0,54

On remarquera, notamment dans la forme *deserta*, que le rapport Ai/Él est toujours supérieur à 1 et qu'il s'accroît d'âge en âge pour aboutir à l'imago macroptère. Dans les formes *tristis* et *melas*, ce rapport, d'abord égal ou supérieur à 1, décroît ensuite pour aboutir à des imagos brachyptères. Outre la dysharmonie de croissance qui existe donc dans tous les cas entre l'aile et l'élytre, on remarquera également, dans la forme *melas*, une dysharmonie de croissance dans les élytres entre les deux sexes : l'élytre femelle, d'abord supérieur en longueur à l'élytre mâle, comme dans les autres formes, devient finalement plus petit.

L'examen comparé des ébauches alaires chez les larves aux derniers stades permet donc, d'après les données ci-dessus, de prévoir, dans les trois formes d'*A. deserta*, ce que seront les imagos du point de vue du polymorphisme alaire (de même que chez *A. xanthoneuroides*), contrairement à ce que l'on a observé chez d'autres espèces (*G. campestris* et *Pt. heydeni*), où une telle discrimination précoce basée sur la longueur des ébauches n'était pas possible.

En résumé, on a affaire ici à une espèce dont le polymorphisme alaire est déterminé assez tôt et est déjà apparent aux derniers stades larvaires, au moment où les ptérothèques sont mesurables avec précision. D'après ce que l'on sait des formes *melas* et *deserta*, qui sont particulièrement stables en élevage, on peut conclure que le facteur de croissance de l'élytre et de l'aile est sous le contrôle de la constitution génétique de chacune de

ces formes. En ce qui concerne la forme *tristis*, au premier abord moins stable que les précédentes, l'analyse des croisements entre les différentes formes, que nous ferons au chapitre VI, nous permettra de savoir si cette forme doit être considérée comme génétiquement indépendante des deux autres, ou si elle n'est qu'une simple variété de *melas*, particulièrement sensible aux facteurs externes, ou bien encore si elle n'est que le résultat des croisements des formes extrêmes *melas* et *deserta*, c'est-à-dire une forme hybride.

Acheta burdigalensis Latreille.

A. burdigalensis habite les régions méditerranéennes, l'Asie jusqu'à la Chine et l'Afrique tropicale. En France, il existe dans tout le Midi et remonte à l'ouest jusqu'en Bretagne.

A. Caractéristiques alaires des imagos. — Comme *A. deserta*, cette espèce a été décrite sous trois formes que nous rappelons :

La forme typique : *burdigalensis*, à élytres longs, atteignant l'extrémité abdominale et à ailes courtes.

La forme *cerisyi* Serville, à élytres longs et ailes caudées dépassant largement les élytres.

La forme *geminus* Serville, à élytres un peu raccourcis et à ailes abortives.

Or nous pouvons affirmer dès maintenant que ces trois formes ne sont pas aussi tranchées que les auteurs systématiciens ont cru le voir. Si, dans l'espèce précédente (*A. deserta*), il était toujours possible de séparer la forme macroptère des formes brachyptères, aucun intermédiaire n'existant entre elles, ici il n'en est plus de même, et, dans toutes les souches que nous avons étudiées, nous avons toujours constaté la présence de toutes les formes intermédiaires possibles entre les extrêmes.

Une première souche, en provenance de Montpellier, comprenait une majorité d'individus à ailes longues. En élevage, au cours d'un certain nombre de générations successives, les macroptères ont toujours été prédominants, mais toujours cependant mélangés à un certain nombre d'individus à ailes de longueur très variable.

Une seconde souche originaire de Cagnes-sur-Mer comprenait, au contraire, un mélange de toutes les formes possibles, avec une prédominance de brachyptères.

Nous n'avons pas suivi la souche de Cagnes-sur-Mer pendant longtemps, mais, en ce qui concerne la souche de Montpellier, longuement observée, nous avons pu mettre en évidence les faits suivants : lorsque les élevages ont été faits à la température du laboratoire (15 à 20°) avec abaissement notable de la température nocturne, il n'est apparu à chaque génération que quelques individus à ailes plus ou moins raccourcies ; par contre, lorsque les élevages ont été faits à la température constante de 30°, le nombre des individus à tendance brachyptère a aussitôt augmenté dans des proportions importantes, surtout chez les mâles. Cette simple consta-

tation semble donc indiquer que cette espèce serait particulièrement sensible à l'action de facteurs externes, notamment de la température. Notons que c'est la seule espèce, parmi toutes celles que nous avons étudiées, chez laquelle la température semble exercer une action sur la croissance des ailes; chez tous les autres, elle ne semble pas agir, sauf naturellement sur la vitesse du développement larvaire.

B. Essais de croisements. — Nous avons tenté des croisements entre individus brachyptères et macroptères dans le but de vérifier dans quelle

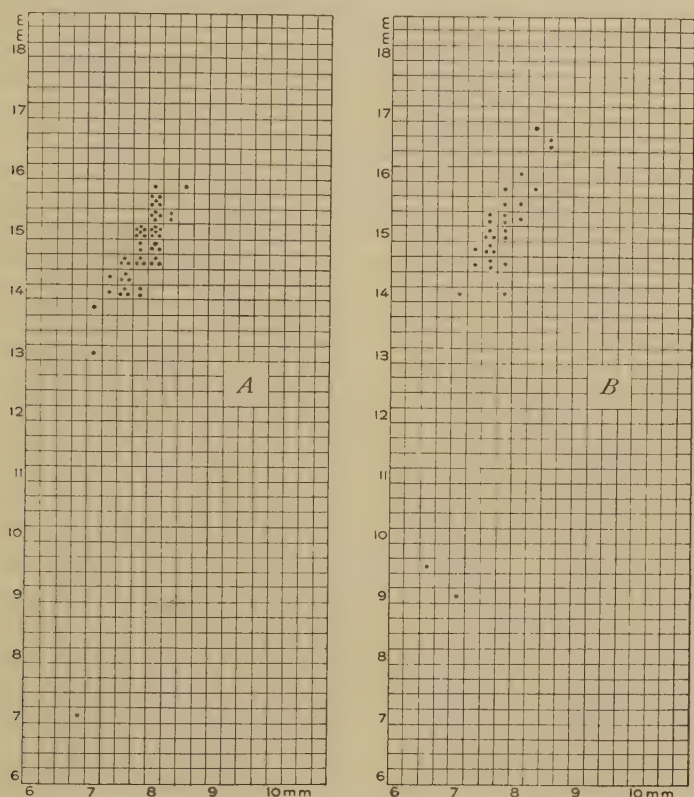


Fig. 45. — *A. burdigalensis* : *A*, mâles ; *B*, femelles ; en ordonnées, la longueur des ailes ; en abscisses, la longueur des élytres ; voir explications dans le texte.

mesure des facteurs génétiques sont susceptibles de se manifester à propos du polymorphisme alaire. A titre d'exemple, nous rendrons compte ici de l'un de ces croisements :

Un mâle brachyptère de la souche de Cagnes-sur-Mer, dont les caractéristiques alaires sont les suivantes : longueur d'élytre = 7 millimètres, longueur de l'aile = 6 millimètres (soit un rapport $Ai/Él = 0,85$), a été croisé avec une femelle macroptère de la souche de Montpellier dont les caractéristiques alaires sont les suivantes : longueur de l'élytre = 7,25 mm, longueur de l'aile = 14,25 mm (soit un rapport $Ai/Él = 1,96$) ; les résultats ont été les suivants :

Génération F1: 82 imagos, dont 52 mâles et 30 femelles. Les caractéristiques alaires de ces insectes sont reportées sur les figures 45 A pour les mâles et 45 B pour les femelles (en ordonnées la longueur des ailes, en abscisses la longueur des élytres). On remarquera la prédominance des macroptères, avec seulement quelques individus à ailes raccourcies.

Le individus macroptères ont été croisés en masse entre eux et ont donné la génération F2.

Génération F2: 386 imagos, dont 200 mâles et 186 femelles. La figure 46 A (mâles) et 46 B (femelles) indique les caractéristiques alaires de cette seconde génération. On

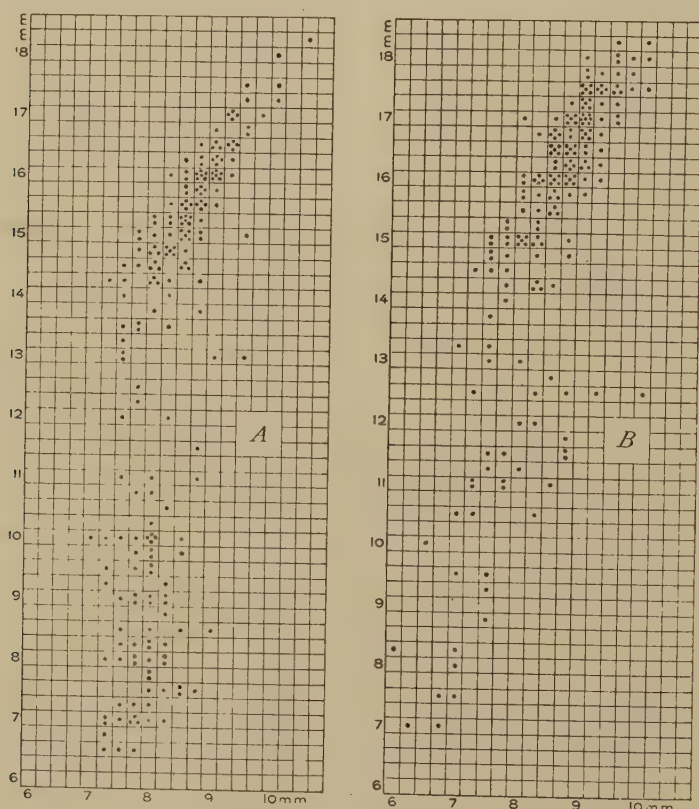


Fig. 46. — *A. burdigalensis* : A, mâles; B, femelles; en ordonnées, la longueur des ailes; en abscisses, la longueur des élytres; voir explications dans le texte.

notera l'existence d'individus macroptères nombreux, d'un certain nombre de brachyptères (surtout mâles), et de tous les passages entre ces formes extrêmes. On remarquera en outre que, pour une faible variation de l'élytre, il existe une variation très étendue de l'aile, puisque, pour une même longueur de l'élytre (8,5 mm par exemple), on relève une longueur d'aile variant de 7,5 mm à 16,25 mm. Cette grande amplitude de variation de l'aile par rapport à l'élytre est particulièrement mise en évidence en ce qui concerne, par exemple, les mâles de F2, caractéristiques à cet égard, par la figure 47, où sont transcrits les polygones de variation de la longueur de l'aile et de l'élytre, chacune des longueurs ayant été traduite en pourcentage de la moyenne des longueurs de ces appendices, afin de rendre les résultats plus comparables.

Enfin, d'une part, des Insectes choisis parmi ceux de cette génération ayant les ailes les plus longues ont été croisés entre eux et ont donné la génération F3 issue de M ; d'autre part, des insectes choisis parmi ceux ayant les ailes les plus courtes ont été également croisés entre eux et ont donné la génération F3 issue de b.

Génération F3 issue de M (fig. 48 A et B) : 263 imagos, dont 137 mâles et 126 femelles.

On notera l'obtention d'une majorité de macroptères, avec cependant un certain nombre d'individus à ailes plus ou moins raccourcies.

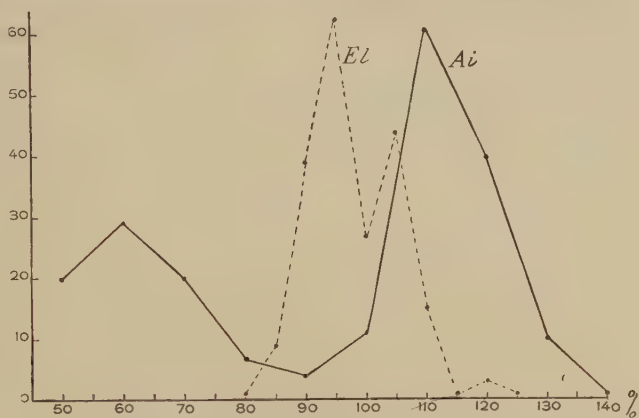


Fig. 47. — *A. burdigalensis* ; voir explications dans le texte ; en ordonnées, les fréquences ; en abscisses, les classes en pourcentage de la moyenne des longueurs ; EL, élytres ; Ai, ailes.

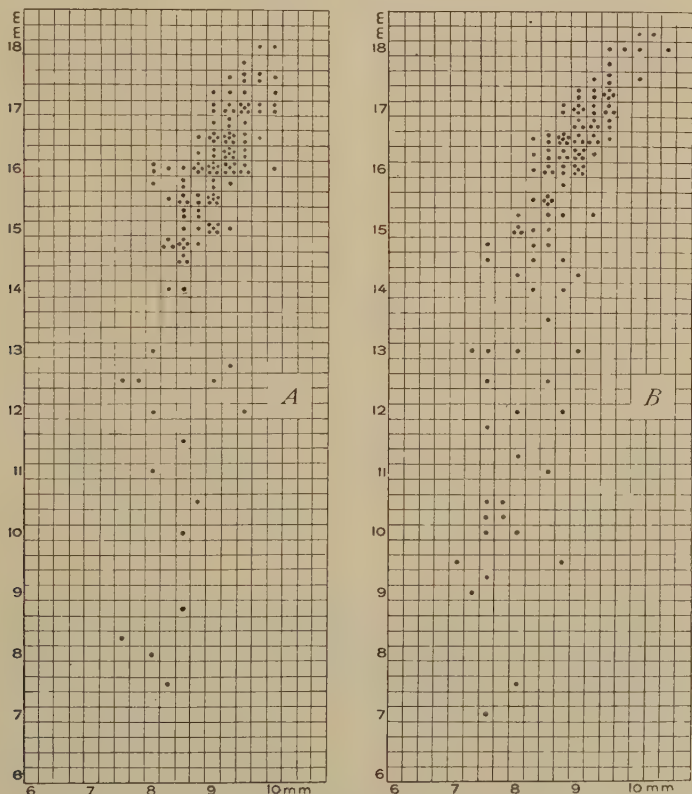


Fig. 48. — *A. burdigalensis* : A, mâles ; B, femelles ; en ordonnées, la longueur des ailes ; en abscisses, la longueur des élytres ; voir explications dans le texte.

Génération F3 issue de b (fig. 49, A et B) :

163 imagos, dont 89 mâles et 74 femelles. L'examen de la figure 49 indique encore ici une majorité de macroptères, avec un certain nombre d'Insectes à ailes raccourcies, et ceci dans les proportions qui ne sont pas très éloignées de celles obtenues dans la génération F3 issue de M.

Donc, en raison de l'aspect des résultats obtenus en F2 et surtout en F3, il n'est pas possible de tirer des conclusions nettes en ce qui concerne la transmission héréditaire

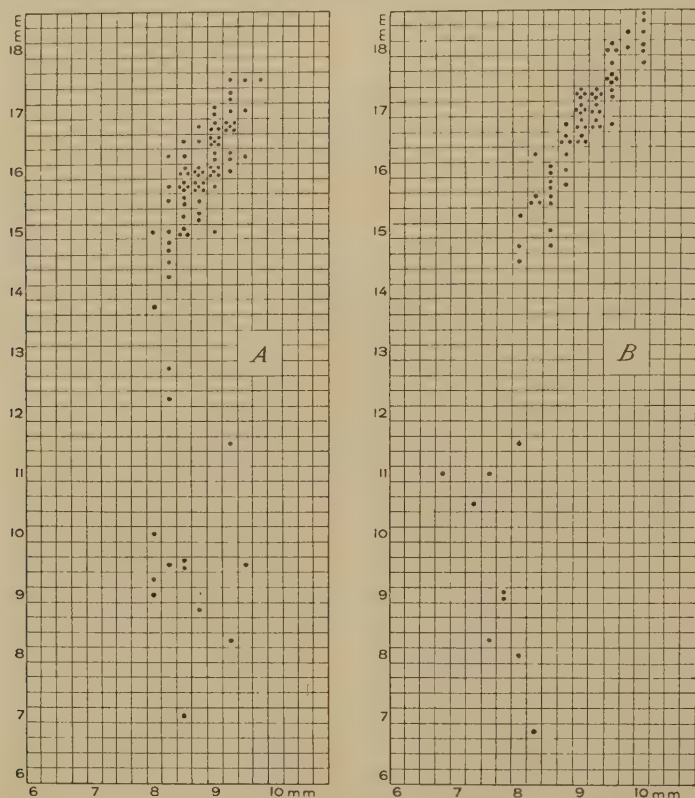


Fig. 49. — *A. burdigalensis* : A, mâles ; B, femelles ; en ordonnées, la longueur des ailes ; en abscisses, la longueur des élytres ; voir explications dans le texte.

des caractères alaires chez *A. burdigalensis*. Ajoutons que les autres croisements similaires réalisés ont donné des résultats identiques.

En résumé, on doit considérer *A. burdigalensis* comme une espèce extrêmement polymorphe, puisque, chez elle, on ne rencontre pas, comme dans les espèces précédemment étudiées, deux ou trois formes nettement caractérisées, et sans intermédiaire entre elles. Il n'est cependant pas exclu *a priori* qu'elle soit constituée par un certain nombre de génotypes distincts susceptibles de se croiser entre eux, mais la nature de la transmission héréditaire des caractères alaires est difficile à préciser du fait qu'elle est ici certainement masquée par d'autres facteurs, entre autres et

vraisemblablement des facteurs thermiques intervenant à un certain moment au cours du développement et dont nous avons mis l'action en évidence en maintenant les élevages à haute température constante ; ceci a eu pour résultat de faire apparaître une plus grande variabilité de la longueur de l'aile dans une souche considérée. De toute façon, les observations faites sur les élevages et les résultats de croisements montrent qu'il n'y a pas lieu de retenir pour cette espèce, trois noms de formes bien caractérisées, puisqu'en aucun cas on ne saurait à quel Insecte de cette espèce les attribuer avec certitude. Cet exemple indique l'erreur dans laquelle risquent de tomber certains systématiciens lorsque les diagnoses sont faites d'après un nombre parfois très restreint d'Insectes observés, nombre même fréquemment réduit à l'unité !

Nous devons également, en terminant, signaler un fait important. Il est très courant de rencontrer dans les élevages, et sans doute aussi dans la nature, des exemplaires d'*A. burdigalensis* dépourvus d'ailes et ayant des élytres normaux. De tels individus seraient susceptibles de faire penser à la forme aux ailes abortives signalée par les auteurs et qui s'en sont peut-être eux-mêmes trouvés abusés, si une observation attentive ne révélait que de tels individus ne sont que des macroptères ayant tout simplement perdu leurs ailes, l'autonomie dans cette espèce étant particulièrement fréquente et se produisant au moindre accrochage de l'aile avec un corps étranger.

III. — Résultats.

Des études précédentes, nous retiendrons que, chez certaines espèces, la variation de l'aile n'est qu'à l'état latent (*A. domestica*) ; chez d'autres, la variation de l'aile est seule importante, l'élytre variant beaucoup moins (*G. campestris*) ; puis, en passant par les espèces dont la grande variation de l'aile s'accompagne d'une variation déjà visible de l'élytre (*Pt. heydeni*), on arrive aux espèces chez lesquelles l'élytre varie également dans de notables proportions (*A. deserta*, par exemple). Dans certains cas, on ne rencontre pas de formes intermédiaires entre macroptères et brachyptères (*G. campestris*, *Pt. heydeni*, *A. xanthoneuroides*), dans d'autres, au contraire (*A. burdigalensis*), tous les passages possibles existent entre les formes extrêmes.

Si, d'autre part, on considère le problème sous un autre aspect, rappelons qu'il est possible de distinguer, parmi les espèces que nous avons étudiées, deux grandes catégories : en premier lieu, celles chez lesquelles le polymorphisme apparaît comme un phénomène occasionnel, sporadique, où la forme brachyptère est la plus répandue, par exemple *G. campestris*, chez qui la forme macroptère ne semble pas avoir de base génétique, et *Pt. heydeni*, où cette même forme, tout en apparaissant spontanément aussi rarement que dans l'espèce précédente, semble, au contraire, héréditairement transmissible, mais suivant des lois encore mal définies. Chez

ces espèces, l'examen des dimensions des ébauches alaires larvaires ne laisse pas prévoir le polymorphisme des futures imagos. En second lieu, les espèces dont le polymorphisme est constant, les différentes formes vivant mélangées ou non, étant aussi fréquentes et numériquement aussi bien représentées les unes que les autres, et étant, en apparence, génétiquement bien fixées (*A. xanthoneuroides*, *A. deserta*). Dans ces espèces, contrairement aux précédentes, l'étude des ébauches alaires larvaires permet déjà de prévoir le polymorphisme des imagos.

Enfin, *A. burdigalensis* nous est apparu comme une espèce chez laquelle, contrairement aux autres, les facteurs externes exercent vraisemblablement une action sur le phénotype, capable alors de masquer des différences génétiques possibles entre races coexistantes.

Il est évident que, devant cet ensemble de faits, il n'a pas été possible de faire une étude aussi détaillée que nous l'aurions voulu de chacune des espèces considérées et d'étudier à fond pour chacune d'elles le déterminisme et les manifestations de son polymorphisme alaire. Nous avons seulement voulu apporter quelques précisions sur le déterminisme du dimorphisme alaire d'une espèce à dimorphisme occasionnel (*G. campestris*), d'une part, et sur la transmission héréditaire des caractères alaires d'une espèce à polymorphisme constant, de déterminisme d'ordre génétique (*A. deserta*), d'autre part. C'est l'étude expérimentale de ces deux cas précis qui fera l'objet des deux chapitres suivants.

CHAPITRE V

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE DÉTERMINISME DU MACROPTÉRISME CHEZ *GRYLLUS CAMPESTRIS*

Les observations que nous avons déjà relatées ont montré que l'apparition sporadique d'individus macroptères dans des souches de *G. campestris* normalement brachyptères ne saurait être considérée comme une mutation. En effet, tous les essais de croisements que nous avons pu faire pour transmettre héréditairement la forme macroptère sont restés sans résultat, et nous n'avons jamais obtenu que des exemplaires brachyptères en première et seconde génération. Le déterminisme du phénomène n'étant pas d'origine génétique, il faut donc rechercher ailleurs l'origine de l'apparition de ces Insectes macroptères et envisager soit l'action de facteurs externes, soit une modification quelconque du milieu intérieur et des conditions de croissance.

I. — Action des facteurs externes.

Nous avons vu au chapitre précédent que différents auteurs ont fait appel à l'action des facteurs externes et notamment aux conditions climatiques pour expliquer les variations dans la longueur des ailes chez les Orthoptères ; aussi ne reviendrons-nous pas ici sur leurs hypothèses et disons immédiatement que tous les essais que nous avons faits dans ce domaine sont restés sans résultat. Nous résumons seulement les différentes expériences réalisées :

- | | |
|---|--|
| 1° Action de la lumière. | { Élevages en éclairage constant plus ou moins fort.
Élevages en éclairage intermittent.
Élevages à l'obscurité. |
| 2° Action de la température. | { Élevages à température constante : 30°.
Élevages à la température variable du laboratoire.
Refroidissements brusques, suivis de réchauffement. |
| 3° Action des conditions
hygrométriques. | { Élevages à un degré hygrométrique relativement élevé :
70 à 80 p. 100.
Élevages à un degré hygrométrique bas. |

Ces différents facteurs considérés isolément ou combinés entre eux n'ont

apporté aucune modification relative à la croissance des ailes ni au polymorphisme alaire, chez *G. campestris*.

II. — Modifications du milieu intérieur.

Devant les résultats négatifs obtenus par l'action des facteurs externes, nous avons essayé d'agir sur les conditions de croissance de l'aile, en modifiant expérimentalement le milieu intérieur et, par là même, l'équilibre physiologique des Insectes.

1° Rôle possible des gonades.

Nous avons signalé, chez *Pt. heydeni* macroptère, la présence d'anomalies germinales et l'avortement plus ou moins prononcé des gonades, et nous avons rapproché ceci des remarques de R. POISSON (1924) sur les Hémiptères aquatiques et de celles de RAMME (1931) sur *Metrioptera roeseli* dont les gonades avortent dans la forme macroptère. Cela concorde également avec les observations d'autres auteurs : KNETSCH (1), qui constate que, chez certains Orthoptères, les femelles macroptères ont des ovaires plus petits que ceux des femelles brachyptères, et REHN et REHN (1), qui observent les mêmes faits chez les femelles de *Dendrotettix*. Enfin, nous avons également rapporté l'hypothèse de LA GRECA (*op. cit.*), qui suppose que le développement des gonades aux derniers stades larvaires aurait pour résultat de freiner le développement de l'aile dans les formes brachyptères.

La concomitance de ces deux phénomènes : anomalies ou avortements germinaux et macroptérisme, chez certaines espèces généralement brachyptères, nous a incité à vérifier si, par voie de suppression des gonades, il ne serait pas possible de modifier la longueur des ailes, puisque, dans les conditions naturelles où ces faits se produisent, les deux phénomènes semblent interférer l'un sur l'autre. Nous avons donc réalisé dans ce but un certain nombre d'expériences de castration chez des larves de *G. campestris*.

A. Expériences réalisées, techniques. — Les expériences ont porté sur des larves des deux sexes, au 8^e stade. A ce stade, les gonades sont encore au repos, la gamétogenèse ne s'effectuant qu'ultérieurement.

Quarante Insectes (20 mâles et 20 femelles) ont été castrés en deux séries d'expériences, une première série de 10 Insectes et une seconde de 30.

La technique opératoire utilisée est la suivante (fig. 50). L'Insecte est anesthésié aux vapeurs d'éther. Deux incisions AC et BC sont faites sur la face dorsale de l'abdomen au niveau des 4^e et 5^e tergites. Cette languette

(1) Cité d'après RAMME (1951).

de tégument est ensuite soulevée et, en la faisant pivoter autour de AB servant de charnière, rabattue vers l'avant (en C'). En soulevant légèrement les bords AC et BC de la plaie, il est alors aisé d'apercevoir les gonades en situation latérale, de les attirer avec une pince fine et de les sectionner. La languette de tégument est ensuite rabattue et ramenée en place. La coagulation du sang assure alors l'obturation des lignes d'incisions, avant le réveil de l'Insecte, et la cicatrisation se fait ensuite rapidement. Ce mode d'incisions en triangle nous a paru préférable à la technique qui consiste à pratiquer latéralement deux incisions linéaires, les lèvres de la plaie risquant de s'écarter plus facilement avant leur cicatrisation et de laisser alors s'échapper les organes internes. Dans les expériences d'implantation de cerveaux que nous relaterons plus loin, c'est également cette technique de l'incision triangulaire que nous avons utilisée pour les mêmes raisons.

B. Résultats. — A la suite des castrations, trois larves de la première série et six de la seconde série sont mortes dans les trois jours qui ont suivi l'opération. Par la suite, 20 castrats (12 mâles et 8 femelles) sont parvenus au stade imaginal. Or aucun de ces Insectes n'a montré un allongement notable des ailes, la longueur de celles-ci se trouvant, dans tous les cas, comprise entre les limites de la variabilité de l'aile de la forme brachyptère. REGEN (1910), qui, dans un autre but, a également pratiqué des castrations sur cette espèce, n'a certainement rien observé non plus dans ce sens, car, si une modification se fût produite, il n'eût certainement pas omis de le remarquer et de le signaler.

Si donc, dans certains cas, la croissance anormale de l'aile a pour corollaire l'avortement plus ou moins prononcé des gonades, la réciproque n'est pas vraie, en ce sens que l'ablation des gonades n'a pas de répercussion sur la croissance de l'aile. Ces deux phénomènes n'interfèrent donc pas l'un sur l'autre, mais, dans les conditions naturelles où ils se produisent, dépendent cependant certainement d'un facteur déterminant commun.

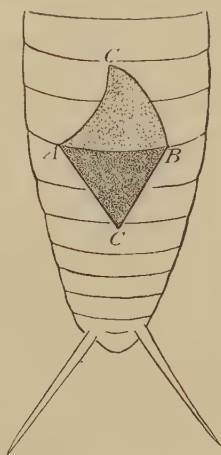


Fig. 50. — *G. campestris* : préparation de l'abdomen pour les expériences de castration; voir explications dans le texte.

Erratum : lettre du haut, lire C' et non C.

2^o Rôle des organes à fonction endocrine.

Nous avons déjà précisé que la larve de *G. campestris* subit une diapause au cours de son 9^e stade, lequel a une durée beaucoup plus longue que les autres, et que tous les exemplaires macroptères apparus spontanément en élevage se rencontraient uniquement parmi les larves n'ayant exceptionnellement pas effectué de diapause et dont la durée du 9^e stade s'était trouvée réduite à une dizaine de jours environ. Partant de cette observa-

tion, nous avons songé à réduire expérimentalement la durée du stade en question, c'est-à-dire à provoquer artificiellement une mue anticipée, plus précoce, pour tenter d'obtenir corrélativement un allongement éventuel de l'aile comme nous l'avions observé dans nos élevages. Il était donc indiqué d'utiliser l'un des organes à fonction endocrine susceptibles de jouer un rôle dans les phénomènes de mues et de croissance des Insectes.

A. Connaissances acquises à ce jour sur le rôle des organes endocrines dans la mue et la croissance des Insectes. — Nous ne détaillerons pas ici toutes les recherches qui ont été faites dans ce sens par un certain nombre d'auteurs et qui ont donné lieu à la publication de nombreux articles et mises au point. Nous résumerons simplement les plus connues d'entre elles :

W. B. WIGGLESWORTH (1940) a tout d'abord montré, dans des expériences maintenant classiques, comment il était possible d'obtenir l'induction de la mue chez les larves de l'Hémiptère *Rhodnius prolixus*, décapitées et, de ce fait, mises dans l'impossibilité de muer ultérieurement ; l'auteur a implanté dans leur abdomen des cerveaux empruntés à d'autres larves, immédiatement après la période critique, c'est-à-dire après les cinq à sept premiers jours suivant le repas de sang et durant lesquels s'élabore l'hormone de mue. En fragmentant les cerveaux, il est aisé de constater que, seule, la région médio-dorsale du protocérébron est active. HANDSTRÖM (1938), ayant montré que cette région contient des cellules neuro-sécrétrices particulières, à inclusions fuchsinophiles, WIGGLESWORTH les a considérées comme étant les cellules productrices de l'hormone de mue. Par la suite, le même auteur (1951, 1952 *a*) a été amené à concevoir également l'action des glandes thoraciques (prothoraciques ou ventrales, selon d'autres auteurs) dans les phénomènes de mue, leur attribuant même le principal rôle sécréteur de l'hormone de mue, mais leur action n'étant toutefois possible que sous l'activation reçue du cerveau, qui resterait donc l'organe déclenchant primitivement, sous forme endocrine, toute une chaîne de réactions.

B. POSSOMPÈS (1950, 1953) a, par ailleurs, démontré comment un stimulus, né dans le cerveau, active chez *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptère) les cellules glandulaires de l'anneau de Weismann, lesquelles sécrètent à leur tour un facteur (hormone de mue) induisant la métamorphose.

Ces faits concernent principalement les phénomènes de mue ; en ce qui concerne les phénomènes de diapause qui peuvent leur être ou non associés, on possède les données suivantes :

C. M. WILLIAMS a établi (1946) le rôle du cerveau dans la production et dans la rupture de la diapause nymphale chez le ver à soie géant *Platysamia cecropia*. Des cerveaux prélevés sur des nymphes primitivement en diapause, mais réactivées par le froid et implantés dans l'abdomen d'autres nymphes en diapause, permettent la rupture de celle-ci et l'obtention plus précoce des mues imaginales. De même que WIGGLES-

WORTH (*op. cit.*), WILLIAMS a montré ultérieurement, dans toute une série de publications (1947, 1948 *a*, 1948 *b*, 1952 *a*, 1952 *b*, etc.), que le cerveau n'est que le stimulant de la glande prothoracique, que c'est cette dernière qui agit en dernière analyse et qu'il existe par conséquent une interaction entre ces deux organes.

Enfin, P. GRISON (1949), expérimentant sur le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), a mis également en évidence le rôle de cerveaux actifs dans la rupture de la diapause imaginale chez ce Coléoptère.

Or, lorsque nous avons commencé la réalisation de nos premières expériences (1947 *a*), seule l'action du cerveau était connue et quand, par la suite, nous avons envisagé d'utiliser l'action possible de la glande prothoracique du Grillon que nous avons décrite par ailleurs (R. SELIER, 1951), nous nous sommes aperçu que, moins bien partagé du point de vue du matériel vivant expérimental que les auteurs précédemment cités, il nous était impossible d'expérimenter avec cet organe chez les Grillons ; en effet, d'une part, son ablation complète est incompatible avec la survie de l'Insecte opéré en raison de sa situation et de l'ablation simultanée d'organes vitaux essentiels ; d'autre part, son prélèvement total pour une transplantation éventuelle en sacrifiant les donneurs, mais en gardant la glande en vie, est aussi pratiquement irréalisable. La glande prothoracique est, en effet, invisible sur le vivant en raison de sa transparence extrême, et, pour la mettre en évidence, il faut pratiquer une dissection dans l'alcool ou dans un fixateur quelconque qui la rend alors visible en l'opacifiant, mais en la tuant de ce fait.

B. Expériences personnelles ; données générales. — Pour atteindre le but que nous nous étions fixé, nous avons donc utilisé uniquement les cerveaux en implantations. Il est à noter, cependant, que, chez les Grillons, les ablations de cerveaux sont également incompatibles avec la survie des individus opérés, mais ces ablations qui, dans ce genre d'expériences, se font souvent à titre de contrôle, ne se sont pas avérées ici indispensables.

a. Techniques opératoires. — Nos expériences d'implantations de cerveaux se font en deux temps : le prélèvement des cerveaux sur le donneur, d'une part, leur implantation sur les récepteurs, d'autre part.

Pour le prélèvement, les Insectes donneurs, préalablement anesthésiés aux vapeurs d'éther, sont maintenus sur une plaquette de liège à l'aide d'épingles entrecroisées et placés sous la loupe binoculaire. Une large calotte est découpée sur le sommet du crâne à l'aide d'un fin scalpel. Le cerveau, qui devient alors apparent, est extirpé à la pince et déposé dans un verre de montre contenant quelques centimètres cubes de liquide de RINGER de formule classique qui nous a donné de bons résultats et dont nous n'avons pas jugé utile de modifier la composition. Nous devons préciser que nous entendons par cerveau la masse cervicale proprement dite, sus-œsophagienne, à l'exclusion du ganglion frontal, du ganglion sous-œsophagien et surtout du complexe rétro-cérébral. Pour éliminer ces différents organes, ainsi que des fragments de tissu adipeux qui auraient pu être extirpés en même temps, les cerveaux sont soigneusement nettoyés et débarrassés à la pince de tout corps adhérent. Cette précaution est indispensable, car si, par exemple, les *corpora allata* se trouvaient implantés en même temps que les cerveaux, il en résulterait, comme nous l'avons observé au cours de nos premiers

essais, des mues surnuméraires de type larvaire, ce qui nous entraînerait en dehors du but recherché ici.

L'implantation se fait ensuite dans l'abdomen d'une larve profondément anesthésiée. L'Insecte étant couché sur le dos, la membrane pleurale du côté gauche de l'abdomen est saisie avec une pince fine et légèrement soulevée, puis sectionnée à l'aide de l'extrémité de fins ciseaux ophtalmologiques. Il en résulte une petite blessure en angle aigu. La languette de tégument qui la recouvre est alors rabattue contre la paroi de l'abdomen, où elle reste adhérente grâce à une ou deux gouttelettes de sang qui l'humectent. Nous avons déjà indiqué précédemment que ce type d'ouverture que nous avons adopté évite ensuite à la plaie de se rouvrir lorsque l'Insecte se réveille, contrairement à ce qui se passe fréquemment avec une ouverture linéaire dont les deux lèvres s'écartent facilement. Cette ouverture est pratiquée aussi petite que possible et doit être juste suffisante pour le passage des cerveaux, qui sont alors introduits à la pince. Dès que l'implantation est terminée, la languette de tégument est rabattue, et le sang en coagulant la maintient en place. Si l'Insecte a été convenablement anesthésié, il ne se réveille que trente minutes environ après l'opération, et ses mouvements ne peuvent alors plus rompre la coalescence des lèvres de la plaie. Précisons que, sauf dans le cas où les larves sont déjà en diapause depuis un certain temps, dans toutes les expériences nous avons opéré sur des larves très peu de temps après une mue. L'abdomen n'est alors pas turgescent et l'on ne risque pas de voir saillir l'intestin ou le tissu adipeux, ou la plaie se rouvrir après le réveil, sous la pression des organes internes. Les opérés sont ensuite mis dans des cageottes isoloirs et tout spécialement suivis au cours de leur développement ultérieur.

A la suite de ces opérations qui ne nécessitent aucune précaution d'asepsie, la mortalité post-opératoire immédiate ou dans les premiers jours qui suivent est pratiquement nulle. Ultérieurement, la mortalité ne dépasse pas le taux habituel, qui est toujours assez élevé dans cette espèce au cours des deux derniers stades larvaires.

Les cerveaux ainsi transplantés survivent bien dans la majorité des cas. En sacrifiant des imagos, parfois un mois ou plus après l'opération sur les larves, nous avons retrouvé les cerveaux implantés parfaitement vivants, non nécrosés, comme l'ont montré des coupes histologiques, et abondamment garnis à leur surface d'un chevelu de petites trachées néo-formées.

b. Différents types d'expériences possibles. — Les possibilités expérimentales primitivement offertes étaient très variées. Elles concernent notamment : le nombre des cerveaux à implanter, l'âge des donneurs et le stade le plus favorable de l'implantation chez les récepteurs, étant entendu que, pour l'instant, donneurs et récepteurs sont de même espèce ; nous envisagerons, en effet, plus loin, les implantations interspécifiques au cours de l'étude de la spécificité d'action.

En ce qui concerne le nombre des cerveaux à implanter pour obtenir des résultats, nous avons réalisé différents essais, allant de l'implantation d'un seul jusqu'à l'implantation de six cerveaux. Les résultats les plus favorables ont été obtenus avec l'implantation de cinq ou six cerveaux ; dans les expériences dont nous rendrons compte en détail, c'est généralement de ce nombre qu'il s'agit. Il est, en effet, difficile de considérer les cas où un ou deux cerveaux seulement ont été utilisés, car alors les résultats peuvent être faussés par la non-survie des implantats, risque qui se trouve d'autant plus réduit que les implantats sont plus nombreux.

L'âge des donneurs doit aussi être considéré. Nous avons utilisé soit des larves donneuses plus âgées que les réceptrices, soit des larves plus jeunes. Les résultats ont été d'autant meilleurs que les larves donneuses étaient plus jeunes.

Enfin, nous avons recherché également quels étaient les stades les plus favorables à l'implantation pour obtenir de bons résultats. Nous avons notamment opéré au 8^e stade larvaire, c'est-à-dire au stade précédant celui de la diapause, au 9^e stade (avant et après le déclenchement de la diapause) et enfin, en ce qui concerne la seule croissance des ailes, au 10^e stade (stade deutonymphal ou préimaginal), c'est-à-dire après la fin de la diapause.

Pour chacun de ces cas, un certain nombre d'expériences sont réalisables. Si, par ailleurs, on les combine entre elles, par exemple implantation d'un à cinq cerveaux provenant de larves plus jeunes ou plus âgées que les réceptrices, sur des larves réceptrices à différents stades, on arrive ainsi à un nombre élevé d'expériences possibles.

Dans l'impossibilité de rendre compte en détail ici de tous les cas étudiés, nous n'analyserons ci-dessous que quelques exemples caractéristiques et résumerons ensuite à titre comparatif quelques-uns des autres.

III. — Analyse de quelques cas précis.

Quatre séries d'expériences réparties en deux types seront étudiées :

1. Implantations faites avant le début de la diapause : A, au 8^e stade larvaire ; B, au début du 9^e stade, avant le déclenchement de la diapause.
2. Implantations faites après le déclenchement de la diapause : A, au cours du 9^e stade ; B, au 10^e stade larvaire.

Dans tous les cas, cinq ou six cerveaux ont été utilisés pour chaque implantation et les Insectes donneurs étaient toujours plus jeunes que les récepteurs.

1^o Implantations faites avant le début de la diapause.

A. Implantations au 8^e stade larvaire. — Si l'on considère que, chez les Insectes, les manifestations d'ordre physiologique ou morphologique se préparent souvent au stade précédant celui durant lequel elles se manifestent, il nous a semblé utile d'expérimenter à ce stade. Le 8^e stade larvaire précède, en effet, celui au cours duquel va se déclencher la diapause ; par ailleurs, le retournement des ptérothèques au début du 9^e stade indique une modification dans le mode de croissance des ailes, susceptible d'avoir ultérieurement une répercussion sur leur morphogenèse et sur leur aspect imaginal. Il s'agit donc, en quelque sorte ici, non pas de rompre la diapause, mais d'inhiber son déclenchement.

Expériences. — 100 larves à ce stade (50 mâles et 50 femelles), réparties en six séries expérimentales, ont reçu chacune cinq ou six cerveaux de larves au 6^e ou au 7^e stade, donc plus jeunes que les larves réceptrices. Les implantations ont été faites suivant la technique précédemment indiquée. A titre de vérification, certains Insectes témoins n'ont subi qu'une simple incision abdominale et d'autres n'ont reçu en implantation que des fragments de muscles ou de tissu adipeux.

Résultats. — Sur les 100 Insectes opérés, 92 sont parvenus au 9^e stade. Parmi ceux-ci, 86 ont effectué ensuite la mue pré-imaginale, succédant au 9^e stade, et 59, dont 23 mâles et 36 femelles, ont atteint l'état imaginal (1).

Relativement à la seule diapause, on note, pour les 86 individus ayant atteint la mue pré-imaginale, les durées suivantes du 9^e stade larvaire, consignées dans le tableau XX :

(1) Parmi ceux-ci ne sont pas considérés les Insectes qui, tout en étant parvenus jusqu'à la mue imaginale, sont morts pendant son cours. Par contre, sont comptés ceux qui, même ayant fait une mue défectueuse, ont survécu, mais dont les ailes ne sont pas mesurables.

TABLEAU XX

<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Nombre d'Insectes</i>	1	4	7	13	14	2	4	11	10	1
<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	19	20	22	23	30	31	32	35	38	39
<i>Nombre d'Insectes</i>	1	3	4	4	1	2	1	1	1	1

Si l'on sait que, dans les conditions normales d'élevage, la durée du 9^e stade larvaire varie généralement de trente à cinquante jours, on constatera, d'après les données du tableau, que, dans 91,86 p. 100 des cas, les Insectes ayant reçu des cerveaux en implantation ont eu une durée du 9^e stade inférieure et même parfois très inférieure à la durée la plus courte observée habituellement. La moyenne de durée du stade se trouve alors abaissée à 16,5 jours. Ajoutons que les témoins qui avaient subi une simple incision abdominale ou qui avaient reçu en implantation un fragment d'organe quelconque ont effectué un 9^e stade de durée normale.

On peut donc noter dès maintenant, pour en discuter plus longuement ultérieurement, l'action évidente des implantations de cerveaux sur l'inhibition de la diapause au 9^e stade et, par voie de conséquence, sur la précocité de la mue pré-imaginale, résultat que nous cherchions à obtenir. La durée du 10^e stade (pré-imaginal) n'est pas modifiée.

Considérons maintenant les résultats relatifs à la morphogenèse et à la croissance de l'aile, d'après l'examen des imagos. On sait que 23 mâles et 36 femelles ont survécu à la mue imaginale. Parmi ces Insectes, 9 mâles

TABLEAU XXI (MALES).

<i>Nos Expé- rience.</i>	<i>Série.</i>	<i>Nombre de cerveaux implantés.</i>	<i>Stades larvaires des donneurs.</i>	<i>Durée du 9^e stade (jours).</i>	<i>Long. de l'élytre (mm).</i>	<i>Long. de l'aile (mm).</i>	<i>Larg. de l'aile (mm).</i>
4	I	6	VI	10	16,5	20	11,5
5	I	6	VII	20	17	14,25	9,5
23	II	6	VI	15	14,5	10,90	5,75
24	II	6	VI	17	16,75	18	10,25
29	III	5	VII	23	16,75	19,75	11
31	III	5	VI	12	17,5	20,25	10,5
44	III	5	VII	31	17,25	13,25	8
47	III	6	VII	18	15,25	11,5	5,75
48	III	5	VI	17	16,75	20,25	10,50
50	III	6	VII	16	16,5	11,5	7,25
68	V	5	VI	30	14,75	11,5	5,5
79	VI	6	VI	16	15,25	16,5	11
86	VI	6	VII	13	17,5	20	11,75
90	VI	5	VII	23	14,5	12,75	7
					Moy. =	Moy. =	Moy. =
					16,2	15,74	8,94

et 5 femelles ont effectué une mauvaise mue, en ce sens que les ailes se sont mal développées et n'étaient pas mesurables ; néanmoins, chez 6 mâles et 3 femelles, il a été cependant possible de constater que les ailes étaient de dimensions nettement supérieures à la moyenne.

Les données fournies par les 14 mâles et 31 femelles restant, seuls considérés maintenant, ont été consignées respectivement dans les tableaux XXI et XXII.

Les chiffres obtenus, relatifs à la longueur des élytres, indiquent que ceux-ci ont été peu modifiés à la suite des implantations de cerveaux. En effet, chez les mâles, on a une longueur moyenne de 16,2 mm contre 15,97 mm pour les mâles normaux d'élevage (Voir chap. IV). La différence est donc

TABLEAU XXII (FEMELLES).

Nos Expé- rience.	Série.	Nombre de cerveaux implantés.	Stades larvaires des donneurs.	Durée du 9 ^e stade (jours).	Long. de l'élytre (mm).	Long. de l'aile (mm).	Larg. de l'aile (mm).
1	I	6	VII	13	16	12,5	7,25
8	I	6	VII	12	17	21,75	11,75
9	II	6	VII	11	16,75	21,5	12,5
25	II	6	VI	20	16,25	20,75	12
28	III	5	VII	16	16	14	8,25
30	III	5	VI	20	15,75	14,5	10
32	III	6	VII	23	14,75	16	11,5
34	III	6	VII	23	16,25	19,5	11
35	III	5	VII	22	16,75	14,75	8,5
36	III	6	VII	15	16	19,75	11
38	III	6	VI	22	16,5	12,5	7
39	III	6	VII	13	15,75	19,25	11,75
41	III	6	VII	14	15	15,5	10
42	III	6	VI	16	15,5	18	10,75
43	III	6	VII	17	16,25	12,75	7,75
45	III	5	VII	22	17,25	15	9,75
46	III	6	VI	13	16,75	21,75	10,75
49	III	6	VI	16	16,5	14,5	9
53	III	5	VII	12	17	19	11,5
54	IV	6	VII	12	15,5	13,25	7,75
55	IV	6	VII	16	15	12,5	7,25
57	IV	6	VI	13	15,25	12,75	9
64	V	5	VI	13	16,75	20	10,25
72	V	5	VI	12	16,5	17,75	11,25
73	V	5	VI	13	15,75	13	7,25
80	VI	6	VI	13	16,5	19,75	10,75
82	VI	6	VII	22	16,25	14,5	9,5
85	VI	5	VII	12	15,75	21,25	11,75
92	VI	6	VI	16	16,5	16,25	11,25
95	VI	6	VII	19	16,25	14	8
96	VI	5	VII	17	16,5	15,25	10,25
					Moy. = 16,3	Moy. = 16,56	Moy. = 9,9

minime ; elle est cependant un peu plus appréciable, mais sans être toutefois bien significative chez les femelles, où l'on obtient 16,3 mm contre 15,14 mm pour les femelles normales d'élevage.

Pour les ailes, les résultats des implantations sont, par contre, beaucoup plus spectaculaires (fig. 2 à 12, Pl. II). Rappelons que les mesures de longueur de l'aile fournies par les Grillons témoins d'élevage ont donné les chiffres suivants :

♂ : moyenne = 10,87 mm (minimum 9 mm, maximum 13 mm) ;

♀ : moyenne = 11,66 mm (minimum 9,25 mm, maximum 14 mm).

Or on remarquera, d'après les données des tableaux précédents, qu'aussi bien pour les mâles que pour les femelles les longueurs des ailes obtenues sont, dans tous les cas, au moins supérieures aux moyennes ci-dessus indiquées et que, dans la majorité des cas (9 sur 14 pour les mâles et 22 sur 31 pour les femelles), les longueurs sont supérieures à la longueur maximale observée chez les témoins. *La longueur moyenne des ailes devient alors 15,74 mm chez les mâles et 16,56 mm chez les femelles.*

Nous avons donc obtenu, d'une part, quelques imagos différant peu des Insectes témoins par la longueur de leurs ailes, d'autre part, un certain nombre d'imagos comparables aux macroptères étudiés au chapitre IV et apparaissant spontanément en élevage, et, enfin, des Insectes intermédiaires entre ces deux formes. Si donc l'on portait sur les graphiques (fig. 28 et 29) établis respectivement pour les mâles et pour les femelles témoins d'élevage et pour les macroptères spontanés d'élevage les points représentatifs des longueurs des ailes et des élytres des imagos obtenues expérimentalement, les deux nuages de points figurés sur chaque graphique, et qui étaient, en ce qui concerne les ailes, nettement séparés l'un de l'autre, seraient alors reliés par une série ininterrompue de points intermédiaires.

Outre la longueur des ailes, l'observation des échantillons obtenus montre que la largeur doit aussi être prise en considération. En effet, l'examen des tableaux XXI et XXII indique que si, pour les formes extrêmes, la longueur est sensiblement proportionnelle à la largeur, il n'en est pas toujours de même pour les formes à ailes de longueur intermédiaire entre les brachyptères et les macroptères, et que parfois, chez celles-ci, la largeur de l'aile s'accroît dans des proportions plus grandes, donc en apparence plus facilement que la longueur (fig. 51).

Si l'on calcule les valeurs moyennes de la largeur des ailes chez les Insectes témoins d'élevage, on obtient : 5,85 mm pour les mâles et 5,80 mm pour les femelles (1). D'autre part, on note les valeurs suivantes pour les moyennes de largeur des ailes chez les imagos obtenues expérimentalement : 8,94 mm pour les mâles et 9,90 mm pour les femelles.

Établissant les rapports $\frac{\text{largeur moyenne}}{\text{longueur moyenne}}$ pour les Insectes témoins

(1) Valeurs obtenues d'après les mesures effectuées sur 100 mâles et 100 femelles ; mesures prises dans la plus grande largeur.

brachyptères, d'une part, et pour les Insectes expérimentés, d'autre part, on a :

$$\text{Insectes témoins : } \quad \text{♂♂ : } \frac{5,85}{10,87} = 0,53 \quad \quad \quad \text{♀♀ : } \frac{5,80}{11,66} = 0,49.$$

$$\text{Insectes expérimentés : } \quad \text{♂♂ : } \frac{8,94}{15,74} = 0,56 \quad \quad \quad \text{♀♀ : } \frac{9,90}{16,56} = 0,59.$$

La valeur plus forte des rapports chez les Insectes expérimentés, principalement chez les femelles, permet de penser que, dans une certaine mesure, la croissance en largeur de l'aile est plus sensible à l'action des implantats que la croissance en longueur, ou, autrement dit, que la région apicale de l'aile réagit moins facilement au stimulus d'un facteur de croissance éventuel. Ceci coïncide avec les observations de KARNY (1912), qui note que, dans une espèce d'Orthoptère, lorsqu'une réduction se produit dans les organes du vol, c'est toujours la partie apicale qui est la première et la plus profondément touchée.

Nous avons donc mis en évidence une action des implantats de cerveaux, à la fois sur la diapause et sur la croissance de l'aile.

De même que les ébauches alaires des larves destinées à donner, dans les élevages, des imagos macroptères, sont semblables par leurs dimensions à celles des futures imagos brachyptères, dans nos expériences, nous n'avons pas observé non plus de différence entre les ébauches larvaires des Insectes opérés et celles des témoins. L'action des implantats n'est visible que dans les formes imaginaires, et c'est donc au cours du dernier stade larvaire qu'elle se manifeste par une croissance exagérée de l'aile à l'intérieur de son fourreau.

Nous savons déjà, par ailleurs, que, dans les conditions normales d'élevage, les formes macroptères apparaissent toujours parmi les Insectes ayant eu un 9^e stade larvaire très court ; mais toutes les larves à 9^e stade

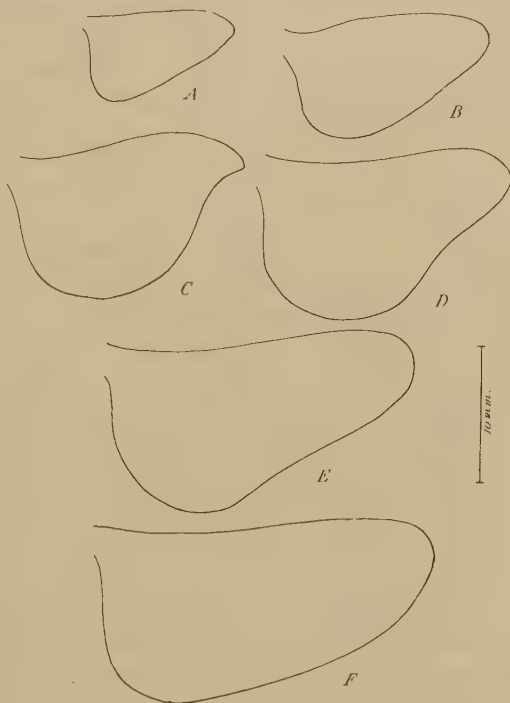


Fig. 51. — *G. campestris* : A, aile courte habituelle ; B, C, D, E, F., différents types d'ailes obtenus à la suite d'implantations de cerveaux ; on notera, en C, D et E, notamment, que la longueur s'accroît moins facilement que la largeur ; tous les schémas sont à la même échelle.

écourté ne donnent pas obligatoirement des imagos macroptères. Or, dans les conditions expérimentales, si tous les imagos macroptères proviennent de larves chez lesquelles la diapause a été inhibée, on rencontre également des larves à 9^e stade bref, sans que la longueur de leurs ailes imaginales s'en trouve augmentée. Citons, à titre d'exemple, d'après le tableau XXII, les expériences nos 1, 43, 55, etc., pour lesquelles, à des larves à développement rapide par suite de l'inhibition de la diapause, succèdent des imagos à ailes de longueur normale. Il est d'ailleurs possible que, dans ces cas, les implantats n'aient pas survécu ou que leur action a cessé pour une raison quelconque à un moment donné au cours du dernier stade larvaire.

Il apparaît donc, d'ores et déjà, que les deux phénomènes, absence de diapause et macroptérisme, n'interfèrent pas nécessairement l'un sur l'autre. Nous aurons l'occasion d'aborder expérimentalement, plus loin, cette question.

En résumé. — L'action des cerveaux implantés se traduit, pour cette première série d'expériences, par un raccourcissement considérable du 9^e stade larvaire et par un allongement notable, dans la plupart des cas, des ailes imaginales obtenues. Nous verrons, par la suite, dans quelle mesure ces deux phénomènes peuvent être considérés comme étant corrélatifs l'un de l'autre.

B. Implantations au début du 9^e stade, avant le déclenchement de la diapause. — Si l'on se réfère notamment à la croissance pondérale, on peut admettre, comme nous l'avons précisé au chapitre précédent, que la diapause ne débute que quelques jours après la mue du début du 9^e stade. En opérant immédiatement après cette mue, il est donc certain que la diapause n'est pas encore déclenchée.

Expériences. — Cinquante larves (25 mâles et 25 femelles) ayant mué depuis quelques heures seulement ont été traitées en deux séries d'expériences dans les mêmes conditions que précédemment et ont reçu chacune, en implantation, cinq ou six cerveaux provenant de larves au 6^e ou au 7^e stade, et parfois au 8^e.

Résultats. — Quarante larves sont parvenues à la mue pré-imaginale. Les durées de leur 9^e stade se répartissent comme suit (tableau XXIII) :

TABLEAU XXIII

<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	12	13	14	15	16	18	20	22
<i>Nombre d'Insectes</i>	2	6	6	2	3	1	2	5
<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	24	25	26	27	29	30	34	39
<i>Nombre d'Insectes</i>	1	3	1	1	1	3	1	2

La durée moyenne, qui se trouve abaissée à 20,3 jours, est déjà cependant supérieure à ce qu'elle était lorsque les implantations étaient faites au stade précédent.

Parmi ces 40 larves, 27 (11 mâles et 16 femelles) ont réussi la mue imaginale et ont pu avoir leurs ailes mesurées avec précision. Les chiffres relatifs à ces imagos sont transcrits dans les tableaux XXIV (mâles) et XXV (femelles).

TABLEAU XXIV (MALES).

N ^o Expé- rience.	Série.	Nombre de cerveaux implantés.	Stades larvaires des donneurs.	Durée du 9 ^e . stade (jours).	Long. de l'élytre (mm).	Long. de l'aile (mm).	Larg. de l'aile (mm).
4	I	6	VII	13	16	19,5	10,25
5	I	6	VII	15	15,75	12,5	10
12	I	5	VI	13	14,75	11,5	5,75
23	I	6	VII	14	16	14,75	10
24	I	5	VIII	14	16,25	14,5	10,5
26	II	6	VII	20	14	14,25	9
27	II	6	VI	25	16	12	7
28	II	6	VII	34	15,25	11	6
29	II	6	VII	20	15,75	13,75	9,75
31	II	6	VII	15	15,6	12	6
33	II	6	VII	26	15,75	12	6,25
					Moy. = 15,54	Moy. = 13,43	Moy. = 8,23

TABLEAU XXV (FEMELLES).

N ^o Expé- rience.	Série.	Nombre de cerveaux implantés.	Stades larvaires des donneurs.	Durée du 9 ^e . stade (jours).	Long. de l'élytre (mm).	Long. de l'aile (mm).	Larg. de l'aile (mm).
8	I	5	VII	39	15,25	13	8,75
11	I	5	VII	25	17	13,5	8,5
15	I	5	VII	22	15,5	12,5	7,5
16	I	6	VII	29	15	11	5,75
17	I	6	VI	16	17	15	9
18	I	5	VII	16	16,25	12,5	6,5
19	I	6	VI	14	15,75	15,5	9
21	I	6	VI	30	15,5	11	5,5
22	I	5	VIII	14	16,25	18,25	11
25	I	5	VII	12	16	18	11
32	II	6	VIII	18	16	20	11
36	II	6	VI	12	15,75	19	10,75
37	II	6	VI	22	16,25	14	8
38	II	6	VI	39	15,75	13	7,25
39	II	6	VI	30	15,25	10,75	5,75
40	II	6	VII	22	16	14	7,50
					Moy. = 16	Moy. = 14,5	Moy. = 8,30

On remarquera que les élytres n'ont pas été modifiés. La longueur moyenne des ailes est, par ailleurs, moins élevée que dans la série précédente d'expériences :

♂♂ : Moy. = 13,43 contre 15,74

♀♀ : Moy. = 14,5 contre 16,56,

tout en restant supérieure à la moyenne observée chez les témoins (mâles : 10,87 ; femelles : 11,66).

Tout se passe donc comme si à ce stade, plus avancé que celui sur lequel nous avions précédemment expérimenté, l'aile était déjà moins sensible à l'action des implantats.

En ce qui concerne la largeur des ailes, la moyenne est également moins élevée, mais nous observons les mêmes faits, à savoir que, parfois, l'aile est plus facilement modifiée dans sa largeur que dans sa longueur. Si l'on se rapporte au tableau XXIV concernant les mâles, on constate que les exemplaires expérimentaux n^{os} 4, 5 et 23, par exemple, sont particulièrement caractéristiques à cet égard : pour des largeurs d'ailes déjà élevées et sensiblement voisines, les longueurs sont très inégales.

Enfin, d'une façon générale, ici comme dans les expériences précédentes, la mortalité vers la fin de la vie larvaire, au moment de la mue imaginale, est plus élevée chez les mâles que chez les femelles, comme si la survie des mâles était moins compatible avec le macroptérisme que celle des femelles. Ceci expliquerait peut-être pourquoi, dans les élevages, les exemplaires macroptères sporadiques sont plus fréquents chez les femelles que chez les mâles.

2^o Implantations faites après le déclenchement de la diapause.

A. Implantations au cours du 9^e stade larvaire. — Dans les expériences précédentes, il s'agissait surtout d'inhiber le déclenchement de la diapause ; il s'agit ici de la rompre après qu'elle s'est déclenchée.

Expériences. — Toutes larves ayant fait l'objet d'implantations de cerveaux avaient subi, depuis dix jours déjà, la mue du début du 9^e stade. A ce moment, les pesées effectuées quotidiennement sur chacune d'elles avaient montré que la croissance pondérale était stationnaire depuis quelques jours déjà. On peut donc en conclure que la diapause, au sens où nous l'entendons, était déclenchée.

Quarante larves au total (19 mâles et 21 femelles), en une seule série, ont reçu chacune en implantation, dans les conditions habituelles, cinq ou six cerveaux de larves au 6^e ou au 7^e stade.

Résultats. — Les résultats, qui diffèrent énormément des précédents, sont consignés dans le tableau XXVI.

TABLEAU XXVI

<i>N° Expérience.</i>	<i>Sexe.</i>	<i>Nombre de cerveaux implantés.</i>	<i>Stade larvaire des donneurs.</i>	<i>Morts sans muer.</i>	<i>Mue pré-imaginale.</i>	<i>Morts au stade pré-imaginal.</i>	<i>Mue imaginale réussie.</i>	<i>Néoténiques.</i>	<i>Aile.</i>
1	♀	5	VI		8 j. a. i. (1)		+		Normale.
2	♀	5	VII		7 j. a. i.		+		Normale.
3	♂	6	VII		21 j. a. i.	+			
4	♂	6	VI	18 j. a. i. (1)					
5	♂	5	VI		5 j. a. i.	+			
6	♀	5	VII	22 j. a. i.					
7	♀	6	VI	32 j. a. i.					
8	♂	6	VII	25 j. a. i.					
9	♀	6	VII		6 j. a. i.	+			
10	♀	6	VI	20 j. a. i.					
11	♂	5	VII	32 j. a. i.					
12	♀	5	VII		15 j. a. i.	+			
13	♀	5	VII	20 j. a. i.					
14	♀	5	VI		8 j. a. i.		+		Normale.
15	♀	5	VII					+ : 10 j. a. i. (1)	
16	♂	5	VI	24 j. a. i.					
17	♂	5	VII	20 j. a. i.					
18	♂	5	VII		17 j. a. i.	+			
19	♂	5	VI	21 j. a. i.					
20	♀	6	VII	21 j. a. i.					
21	♀	6	VI		7 j. a. i.	+			
22	♂	5	VII	25 j. a. i.					
23	♀	5	VII	24 j. a. i.					
24	♀	5	VI		14 j. a. i.		+		Normale.
25	♀	6	VII	31 j. a. i.					
26	♂	6	VII	20 j. a. i.					
27	♂	5	VII	25 j. a. i.					
28	♀	6	VI	24 j. a. i.					
29	♂	5	VII	33 j. a. i.					
30	♂	6	VII		20 j. a. i.	+			
31	♀	5	VII	22 j. a. i.					
32	♂	6	VI	21 j. a. i.					
33	♂	6	VII		10 j. a. i.	+			
34	♂	6	VII	23 j. a. i.					
35	♀	6	VI	30 j. a. i.					
36	♀	5	VI	31 j. a. i.					
37	♀	5	VI		20 j. a. i.	+			
38	♂	5	VII		8 j. a. i.		+		Normale.
39	♂	6	VII	22 j. a. i.					
40	♀	6	VI	25 j. a. i.					

(1) j. a. i. = jours après implantation.

On constate que la majorité des larves (25 sur 40) sont mortes sans même subir la mue pré-imaginale, de 18 à 34 jours après l'implantation des cerveaux. Si l'on ajoute les 10 jours précédant l'implantation, elles ont toutes vécu au moins 28 à 44 jours au 9^e stade larvaire. On peut donc conclure que, dans tous ces cas, la diapause n'a pas été rompue, et il semble que la mortalité soit intervenue au moment où, dans les conditions normales d'élevage, la mue pré-imaginale aurait dû se préparer. Par ailleurs, neuf autres Insectes qui avaient subi cette mue après un temps plus ou moins long, les temps les plus courts (n^{os} 1, 2, 5, etc.) laissant supposer cette fois que la diapause avait pu être rompue, sont morts au stade pré-imaginal. Enfin, cinq Insectes seulement, après avoir effectué un 9^e stade, relativement court, sont parvenus jusqu'à l'état imaginal, mais leurs ailes n'ont subi aucune modification. En outre, une larve s'est anormalement développée et a donné un individu néoténique.

Nous noterons donc que tout se passe comme si la diapause, une fois déclenchée, était sinon impossible, du moins très difficile à rompre, et que les tentatives de rupture sont très préjudiciables à la survie des Insectes opérés ; dans les cas les plus favorables, aucune modification alaire ne s'est révélée. Nos résultats diffèrent donc de ceux de WILLIAMS et de GRISON (*op. cit.*), qui obtiennent une véritable rupture de diapause par implantations de cerveaux actifs, alors que, dans nos expériences, nous avons jusqu'à présent réussi à empêcher son déclenchement en opérant préventivement, mais non à la rompre par la suite. Ajoutons que des tentatives de ruptures par d'autres procédés (par le froid, ou par des variations brusques de température) ne nous ont pas non plus donné de résultats.

Il apparaît donc qu'il existe un point critique se situant au cours du développement larvaire, vraisemblablement au début de la période de diapause, avant lequel il est possible d'intervenir expérimentalement à la fois sur la diapause et sur la morphogenèse alaire, et après lequel les tentatives restent dans la plupart des cas sans résultat.

B. Implantations faites au cours du 10^e stade larvaire (stade deutonymphal ou pré-imaginal). — En raison des résultats ci-dessus, ces expériences n'ont été réalisées qu'à titre de vérification. Il ne s'agissait d'ailleurs plus, ici, de rompre la diapause, puisque à ce stade elle est terminée, mais d'essayer seulement d'agir sur l'aile.

Vingt-cinq larves ont reçu comme d'habitude 5 à 6 cerveaux en implantation ; 20 d'entre elles sont parvenues au stade imaginal, et, dans tous les cas, la longueur des ailes obtenues était située entre les limites de variabilité des ailes des témoins d'élevage non opérés.

Ces résultats confirment donc ceux qui précèdent immédiatement.

3^o Recherches sur la spécificité d'action des implantats.

Les expériences effectuées sur des larves de *G. campestris* au 8^e et au début du 9^e stade ayant permis de mettre en évidence l'existence d'un

stimulus morphogénétique émanant du cerveau, une nouvelle série d'expériences a été réalisée en implantant chez *G. campestris* des cerveaux empruntés à une autre espèce, dans le but de vérifier si ce facteur stimulant est ou non spécifique.

Expériences. — Quarante-quatre larves au 8^e stade (24 mâles et 20 femelles) de *G. campestris* ont reçu chacune en implantation abdominale 5 cerveaux de larves de *G. bimaculatus* au 6^e stade larvaire.

Résultats. — Les quarante-quatre larves opérées ont effectué la mue pré-imaginale après un 9^e stade; au cours duquel la mortalité a été nulle, et dont la durée est indiquée dans le tableau XXVII.

TABLEAU XXVII

<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	8	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Nombre d'Insectes</i>	1	1	9	3	9	2	3	4	1
<i>Durée du 9^e stade en jours</i>	18	19	20	21	22	23	24	28	30
<i>Nombre d'Insectes</i>	2	1	1	2	1	1	1	1	1

La diapause a été évitée dans la majorité des cas, et la durée moyenne du 9^e stade se trouve réduite à 14,7 jours. Elle est donc encore plus basse que celle que nous avons observée (16,5 jours) dans la même catégorie d'expériences, mais en implantant des cerveaux de larves *campestris* sur d'autres larves *campestris* au 8^e stade. En ce qui concerne l'inhibition de la diapause, les cerveaux de *G. bimaculatus* se montrent donc particulièrement actifs, et on peut en conclure que l'action des implantats n'est pas spécifique.

En ce qui concerne, par ailleurs, la morphogenèse alaire et le macroptérisme, on notera les résultats suivants postérieurs à la mue pré-imaginale (tableau XXVIII) :

TABLEAU XXVIII

<i>Néoténiques.</i>	<i>Morts au cours du dernier stade larvaire.</i>	<i>Mues imaginales défectueuses ou morts en mue.</i>	<i>Mues imaginales réussies (ailes mesurables).</i>
—	—	—	—
4	10	12	18
(3 ♂ et 1 ♀)	(4 ♂ et 6 ♀)	(8 ♂ et 4 ♂)	(9 ♂ et 9 ♀)

Parmi les Insectes dont les ailes imaginales sont mesurables, les 9 mâles ont des ailes de longueur normale; 5 des 9 femelles ont également des ailes de longueur normale et 4 d'entre elles ont des ailes nettement allongées (14,5 mm, 14,75 mm, 16 et 19 mm). Ces résultats sembleraient faibles si : *fait important*, dans tous les cas où nous avons pu réaliser artificiellement le déplissement des ailes hors de leurs fourreaux, chez les Insectes qui avaient raté la mue imaginale, nous n'avions alors constaté l'existence d'ailes très nettement macroptères, mais malheureusement non mesurables avec précision. Il est alors permis de penser que ces ailes, trop développées dans des fourreaux qui avaient conservé leurs

dimensions habituelles, n'ont pu se dégager lors de la mue imaginale, d'où les exuviations défectueuses constatées. Ces faits sont cependant suffisants pour conclure ici encore que le facteur morphogénétique émanant du cerveau n'est pas spécifique.

Autres cas. — Nous n'avons rendu compte, dans les pages précédentes, que de quelques cas précis ; or, comme nous l'avons indiqué au début de ce chapitre, les combinaisons expérimentales possibles sont fort nombreuses. Pour nous résumer, disons que :

Quel que soit le stade larvaire des donneurs et des récepteurs, les résultats obtenus après implantation d'un ou deux cerveaux seulement ne peuvent pas être tenus pour significatifs, la non-survie des implantats étant toujours possible.

Dans le cas d'implantation de 5 ou 6 cerveaux de larves au 8^e stade sur des larves du même stade, les résultats sur la diapause et le macroptérisme sont sensiblement comparables à ceux obtenus lorsque les cerveaux implantés sont du 6^e et du 7^e stade et les larves réceptrices au 8^e.

Dans le cas d'implantations de 5 ou 6 cerveaux de larves au début du 9^e stade sur des larves au 8^e, les résultats sur la diapause sont encore comparables aux précédents, mais les macroptères obtenus sont moins nombreux, bien que parfois très beaux encore.

Enfin, lorsque les implantats proviennent de larves au 10^e stade (stade pré-imaginal) et sont transplantés dans des larves au 8^e stade ou au début du 9^e, les inhibitions de diapause sont encore nombreuses, mais les cas de macroptérisme obtenus, tout au moins bien caractérisés, sont rares.

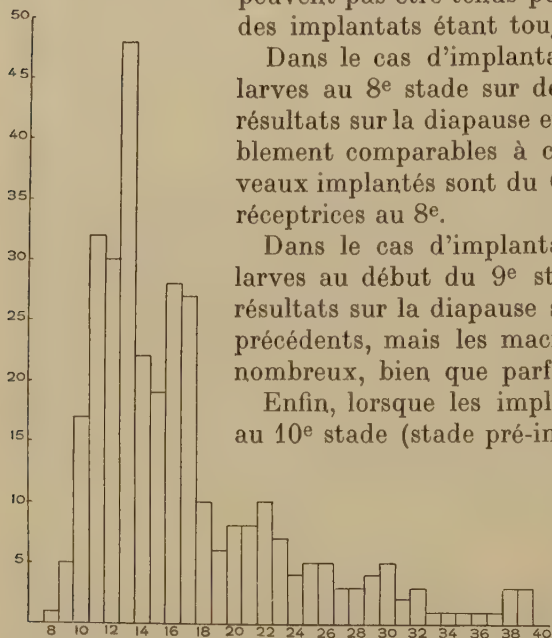


Fig. 52. — *G. campestris* : histogramme de variation de la durée du 9^e stade, après implantations de cerveaux chez 323 larves au 8^e stade ; en ordonnées, les fréquences ; en abscisses, les durées en jours du 9^e stade.

semble se passer comme si, d'une part, le cerveau perdait peu à peu avec l'âge son pouvoir de stimulation sur la croissance de l'aile et comme si, d'autre part, les larves en vieillissant devenaient moins réceptives au stimulus, puisque après la diapause l'aile ne réagit plus. On remarquera cependant que le cerveau conserve néanmoins jusqu'à la mue imaginale son action sur les phénomènes de mue, puisque, dans la majorité des cas, on obtient une inhibition de la diapause (que les cerveaux implantés soient jeunes ou âgés), c'est-à-dire une mue pré-imaginale anticipée. En ce qui concerne la seule diapause, nous donnons ci-dessus (fig. 52) un histo-

Résultats. — Il résulte de l'ensemble des observations précédentes que tout

gramme de la variation de durée du 9^e stade larvaire portant sur 323 Insectes ayant reçu chacun 5 ou 6 cerveaux, comprenant l'ensemble des expériences que nous avons analysées en détail et celles que nous avons résumées, par comparaison avec la durée habituelle de ce même 9^e stade dans les conditions normale d'élevage (30 à 50 jours). Notons que la durée moyenne de ce stade est de 16 jours, avec une plus grande fréquence de treize jours.

En résumé, il émane du cerveau un facteur qui agit sur les phénomènes de mue et qui, provoquant à la fin du 9^e stade larvaire une mue anticipée, inhibe la diapause qui se produit normalement à ce stade chez *G. campestris*; par ailleurs, il exerce une action sur la morphogenèse de l'aile et provoque le macroptérisme dans certains cas déterminés. Ce facteur n'est pas spécifique.

Or, comme nous l'avons constaté : d'une part, chez *G. campestris*, il n'apparaît jamais d'imagos macroptères à partir de larves ayant subi une longue diapause au 9^e stade, alors que l'espèce voisine *G. bimaculatus*, qui n'effectue de diapause à aucun stade larvaire, est toujours macroptère ; d'autre part, chez *G. campestris*, certaines larves effectuant soit naturellement, soit expérimentalement, un 9^e stade court ne donnent pas forcément par la suite des imagos macroptères. Partant de ces observations, on peut se demander dans quelle mesure les deux phénomènes (diapause et ailes raccourcies) sont liés l'un à l'autre. Agissent-ils l'un sur l'autre, par exemple le ralentissement du développement provoque-t-il le ralentissement de la croissance de l'aile, l'aile perd-elle, de par l'existence de la diapause, une partie de son pouvoir de croissance, ou bien les deux phénomènes sont-ils indépendants l'un de l'autre, et leur présence ou leur absence simultanée ne dépend-elle que d'un facteur déterminant commun ? Il semble que des transplantations interspécifiques d'ébauches alaires, par exemple aile de *G. campestris* (avec diapause et brachyptère) sur *G. bimaculatus* (sans diapause et toujours macroptère) et *vice versa* devraient apporter quelque lumière à ce propos. C'est ce que nous envisageons ci-dessous.

IV. — Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires.

1^o Matériel utilisé et techniques.

Les larves utilisées appartiennent aux espèces françaises *G. campestris* et *G. bimaculatus*. On sait que *G. campestris* effectue généralement une mue larvaire de plus que *G. bimaculatus*. Afin que les ébauches alaires transplantées ne soient pas amenées à faire une mue de plus ou de moins, suivant le cas, qu'elles n'en auraient fait normalement, nous avons transplanté des ébauches d'ailes de larves de *G. campestris* au 4^e ou 5^e stade sur des larves de *G. bimaculatus* respectivement au 3^e ou 4^e stade et *vice versa*. De cette façon, chaque aile, une fois arrivée à la mue imaginale, a effectué son nombre normal de mues larvaires. A titre de vérification, un certain nombre d'expériences ont été cependant réalisées en prenant des larves au même stade larvaire. De

cette façon, les greffons de type *campestris* font une mue de moins et ceux de type *bimaculatus* une mue de plus, sur le porte-greffe, qu'ils n'en font à l'accoutumée. Ceci n'apportant aucune modification notable aux résultats, nous n'analyserons pas ici ces dernières expériences dont il a été par ailleurs question au chapitre II. La technique de transplantation des ébauches utilisée ici est la même que celle que nous avons préconisée au chapitre III, à propos du dimorphisme sexuel, à ceci près que ce sont ici les ébauches des ailes et non plus celles des élytres qui sont transplantées.

2° Expériences réalisées et résultats obtenus.

A. L'absence de diapause seule suffit-elle à provoquer le macroptérisme ? — Expériences. — Cinquante-six larves de *G. bimaculatus* au 3^e ou au 4^e stade larvaire ont reçu en transplantation, à la place de leur ébauche alaire gauche, l'ébauche alaire gauche de larves de *G. campestris* au 4^e ou au 5^e stade.

Résultats. — Un certain nombre de larves sont mortes à la mue suivant la transplantation, la plupart après une bonne prise du greffon, mais à la suite d'une exuviation défectueuse; 20 larves ont survécu avec un greffon bien pris et 15 d'entre elles ont réussi par la suite une bonne mue imaginale. Or, toutes ces imagos, d'espèce *bimaculatus*, possèdent leur aile droite normale, longue, et à la place de l'aile gauche une aile dérivant du greffon de l'espèce *campestris* s'étant bien développée mais ayant conservé les dimensions de l'aile *campestris* typique, c'est-à-dire étant restée courte (fig. 14, Pl. II).

La larve de *G. bimaculatus* ayant une évolution rapide, le greffon n'a pas subi de diapause, mais n'a pas donné cependant une aile plus longue que s'il était resté en place sur le donneur d'espèce *campestris*. Il en résulte donc que l'absence de diapause seule ne suffit pas à provoquer le macroptérisme.

B. La présence de diapause seule suffit-elle à provoquer le brachyptérisme ? — Expériences. — Les 56 larves de *G. campestris* qui avaient précédemment fourni les ébauches alaires transplantées sur *G. bimaculatus* ont reçu en échange les ébauches alaires prélevées sur les larves *bimaculatus*.

Résultats. — Contrairement à ce qui s'est passé pour les expériences précédentes, la mortalité a été faible à la mue suivante, après laquelle il a été constaté 32 prises de greffons. Parmi ces larves ayant subi par la suite une diapause normale au cours du 9^e stade larvaire, 20 sont parvenues au stade imaginal. Ces imagos montrent, à droite, une aile de type *campestris* de dimensions normales, c'est-à-dire courte, alors que l'aile gauche provenant du greffon d'espèce *bimaculatus* a acquis les dimensions de l'aile *bimaculatus* et est devenue macroptère (fig. 13, Pl. II).

L'aile *bimaculatus* greffée sur des larves d'espèces *campestris*, bien qu'ayant alors subi dans son développement un ralentissement important, du fait de la diapause propre au porte-greffe, n'a donc pas été affectée dans sa morphogenèse et s'est normalement développée. Par conséquent, le seul fait de l'existence de la diapause ne suffit pas à provoquer le brachyptérisme.

Les deux phénomènes : diapause et brachyptérisme (ou absence de diapause et macroptérisme) ne semblent donc pas dépendre l'un de l'autre, mais plutôt d'un facteur déterminant commun, susceptible d'agir parfois sur les deux phénomènes, parfois sur un seul d'entre eux (absence de diapause non suivie de macroptérisme par exemple chez *G. campestris*), vraisemblablement suivant l'état physiologique de l'organisme réactionnel.

Enfin, en ce qui concerne la croissance de l'aile, une dernière série d'expériences montrera que c'est bien le cerveau qui est à l'origine, sinon le producteur immédiat, du stimulus morphogénétique de l'aile.

C. Transplantations interspécifiques d'ébauches alaires suivies d'implantations de cerveaux. — On a vu au paragraphe A ci-dessus que des ébauches alaires de *G. campestris* transplantées sur *G. bimaculatus* donnaient, malgré l'absence de diapause, des ailes imaginales de longueur normale, caractéristiques de la forme brachyptère habituelle de *G. campestris*. Ces expériences ont été reprises et complétées par des implantations de cerveaux.

Expériences. — Quatre-vingt-trois larves de *G. bimaculatus* au 4^e stade ont reçu chacune en échange de leur ébauche alaire gauche sectionnée l'ébauche alaire gauche d'une larve de *G. campestris* au 5^e stade. Celles d'entre elles chez lesquelles le greffon avait fait une bonne prise constatée à la mue suivante ont reçu en implantation abdominale au début de leur 7^e stade, stade précédant habituellement le retournement des ptérothèques dans cette espèce, chacune 5 cerveaux de larves de *G. campestris* au 6^e ou au 7^e stade.

Résultats. — Sur les 83 larves ayant reçu une ébauche alaire de *G. campestris*, 42 ont montré à la mue suivante une bonne prise de greffon et 25 ont survécu jusqu'au 7^e stade pour recevoir les implantats. Par la suite, 14 sont parvenues au stade imaginal, mais le déchet a été élevé en raison d'une mauvaise exuviation, soit de l'insecte entier, soit seulement du greffon, si bien que finalement cinq imagos seulement ont pu être retenues. Une imago présentait une aile greffée de dimensions normales. Deux imagos présentaient une aile greffée de dimensions nettement accrues par rapport aux dimensions habituelles chez *G. campestris*.

Deux imagos provenaient de larves de *bimaculatus* ayant effectué le premier retournement alaire au 7^e stade. De ce fait, les greffons ont subi une mue de moins qu'à l'ordinaire (1) et cependant les ailes obtenues étaient nettement plus développées que chez des néoténiques de *G. campestris*, qui sautent aussi une mue larvaire par omission du dernier stade.

Ces résultats, assez décevants du fait d'une importante perte, sont cependant suffisants pour dire qu'ici encore l'action des cerveaux implantés s'est manifestée sur la croissance des greffons.

(1) Le greffon ne se retourne alors, comme on l'a vu, qu'au stade suivant et ne passe qu'un stade en situation dorsale, contre deux normalement.

V. — Discussion.

Nous résumerons d'abord les résultats expérimentaux et essayerons ensuite de les appliquer aux phénomènes constatés dans les conditions naturelles.

Nous avons mis expérimentalement en évidence l'action d'implantats de cerveaux sur l'inhibition de la diapause chez le Grillon champêtre, de même que sur la croissance de l'aile chez ce Grillon. On peut donc admettre que le cerveau est producteur d'un facteur ou d'un stimulus morphogène, non spécifique, qui, dans nos expériences, a permis d'obtenir des mues anticipées et la croissance activée des tissus alaires. En ce qui concerne le mode d'action, il est évident que celui-ci n'est pas d'origine nerveuse, puisque les implantats ont perdu toutes leurs connexions. Les cerveaux agissent donc par voie sinon hormonale, du moins humorale. D'autre part, la longue survie constatée des implantats laisse supposer que le cerveau continue à déverser pendant un certain temps dans l'organisme récepteur une substance susceptible de manifester son action à plus ou moins longue échéance, et que ce n'est pas seulement l'apport massif lors de l'implantation qui agit seul. Nous avons dit comment WIGGLESWORTH (*op. cit.*), d'une part, et WILLIAMS (*op. cit.*), d'autre part, ont montré respectivement que, chez les Hémiptères et les Lépidoptères, le cerveau n'est qu'à l'origine de plusieurs réactions consécutives intervenant dans les phénomènes du développement et qu'il agit notamment par l'intermédiaire des glandes prothoraciques qu'il active. Or, comme nous l'avons déjà exposé, chez les Grillons, il est impossible de réaliser à titre de contrôle des ablations de cerveaux ou de glandes prothoraciques compatibles avec la survie des Insectes opérés. Il nous est donc difficile de préciser si, dans le cas présent, les cerveaux agissent directement en déversant dans l'organisme le produit d'une sécrétion ou, comme l'ont constaté les auteurs précités, par l'intermédiaire de la glande prothoracique ou d'une autre glande à fonction endocrine.

Si l'on revient maintenant aux observations faites dans des conditions non expérimentales, on sait qu'il existe certaines espèces qui sont toujours macroptères (*G. bimaculatus*) et d'autres (*G. campestris*) habituellement brachyptères, avec exceptionnellement apparition d'individus macroptères. Or, si l'on admet l'action d'un facteur émanant du cerveau dans les phénomènes de croissance de l'aile, pourquoi le cerveau de *G. bimaculatus*, susceptible de provoquer la croissance maxima de l'aile chez cette espèce, n'agit pas dans le même sens sur les greffons *campestris* transplantés sur *bimaculatus* ? Comme, d'autre part, les cerveaux de *bimaculatus* implantés en masse sur *G. campestris* sont actifs, on peut donc admettre qu'il existe pour chaque espèce considérée un seuil d'action, ou même plus exactement un seuil de sensibilité ou de réceptivité de l'aile au stimulus émanant du cerveau. Ce seuil, différent d'une espèce à l'autre, serait bas chez *bimaculatus* et au contraire plus élevé chez *campestris*, ce qui expliquerait qu'à

potentialité égale d'action du cerveau l'aile de *G. campestris* répondrait moins facilement au stimulus que l'aile de *G. bimaculatus*. Le fait que l'aile de *G. bimaculatus* greffée sur *G. campestris* devient longue, alors que celle de *G. campestris* greffée chez *G. bimaculatus* reste petite, semble corroborer cette hypothèse. L'apport massif de facteur stimulant de la croissance de l'aile que nous avons réalisé par nos expériences d'implantations de cerveaux aurait donc pour résultat d'abaisser chez *G. campestris* ce seuil de sensibilité, ceci étant valable tant dans les expériences d'implantations chez *G. campestris* que dans celles d'implantations chez *G. bimaculatus*, après greffe chez cette dernière espèce d'ébauches alaires de *G. campestris*. Enfin, comme l'ont montré également les expériences d'implantations à différents stades larvaires, puisque les cerveaux conservent leur action sur la mue, et par conséquent sur l'inhibition de la diapause, jusqu'à la fin de la vie larvaire et que, par contre, ils semblent d'autant moins actifs (qu'ils soient jeunes ou âgés) sur la croissance de l'aile que celle-ci est plus proche de la mue imaginale, on peut en conclure que la sensibilité de l'aile aux facteurs de croissance diminue assez rapidement dans le temps à mesure que l'Insecte approche de la fin de sa vie larvaire.

Dans quelle mesure les résultats expérimentaux peuvent-ils expliquer les faits naturels que l'on observe, et principalement l'apparition sporadique des Insectes macroptères chez *G. campestris* ? Ici comme là, il existe un parallélisme étroit entre les phénomènes qui concernent la diapause et ceux qui se rapportent au macroptérisme. Aussi, sans nier le fait que des effets identiques ne dérivent pas forcément de causes semblables, on peut cependant supposer que l'apparition des macroptères chez *G. campestris* est due à un dérèglement dans les fonctions du cerveau.

Même si, normalement, les conditions de croissance de l'aile sont contrôlées par des facteurs génétiques, l'effet de ceux-ci peut se trouver accidentellement masqué par un fonctionnement anormal (hyperfonctionnement ?) du cerveau. Toutes proportions gardées et à titre de comparaison, on pourrait rapprocher ceci de l'apparition, rare, de géants, due à un mauvais fonctionnement des organes endocrines, dans certaines races humaines dont la taille normale est par ailleurs cependant génétiquement fixée.

En définitive, il faudrait donc chercher le déterminisme du polymorphisme alaire chez *G. campestris* dans une action non seulement qualitative, mais aussi et surtout quantitative du cerveau.

Un dernier point reste encore à discuter : c'est le fait qu'en expérimentant nous obtenons tous les intermédiaires possibles entre les ailes de longueur normale et les ailes macroptères, alors que, dans les conditions d'élevage où apparaissent spontanément les individus macroptères, on ne constate pas l'existence de formes intermédiaires entre ceux-ci et la forme brachyptère courante. Or, si cette dernière remarque est exacte tant qu'elle porte sur l'observation de la race ou des races françaises que nous avons élevées et plus particulièrement étudiées, il n'est pas moins vrai qu'il existe d'autres races chez lesquelles la tendance au macroptérisme est plus

accentuée et chez lesquelles on rencontre alors tous les intermédiaires entre les formes extrêmes. Nous songeons ici à une souche de *G. campestris* originaire de Prague dont nous avons obtenu un certain nombre d'adultes à partir d'un lot de jeunes larves, et chez lesquelles se rencontraient les formes intermédiaires que nous avons par ailleurs obtenues expérimentalement (1). Le fait de n'avoir pas observé ces mêmes formes dans nos élevages d'origine française n'est donc pas absolu et n'est, par conséquent, pas susceptible d'empêcher l'explication des phénomènes de macroptérisme chez *G. campestris*, par nos résultats expérimentaux.

(1) Nous adressons nos remerciements à notre collègue le Dr V. NOVÁK, de Prague, qui nous a aimablement adressé une souche de ses Insectes alors que notre travail touchait à sa fin. Il est à noter que, dans cette souche, les Grillons, principalement les mâles, dont les ailes dépassent quelque peu la longueur normale ne se reproduisent pas : si bien que ce sont des parents brachyptères qui semblent toujours donner naissance à un certain nombre d'individus à ailes longues, ou même franchement macroptères. Par ces races particulières, le Grillon champêtre semblerait donc tendre vers le macroptérisme, mais ce dernier état aurait beaucoup de difficultés pour se fixer.

CHAPITRE VI

ANALYSE GÉNÉTIQUE SOMMAIRE DE LA TRANSMISSION DES CARACTÈRES ALAIRES CHEZ *ACHETA DESERTA*

Les observations faites au chapitre IV permettent de penser que deux au moins des formes, sinon les trois, de cette espèce sont génétiquement fixées et que la croissance des organes alaires se trouve donc sous la dépendance de facteurs génétiques. Avant d'aborder l'étude de la transmission héréditaire des caractères alaires, nous avons voulu malgré tout vérifier dans quelle mesure un facteur analogue à celui que nous avons mis en évidence chez *G. campestris* était susceptible d'intervenir ; nous avons répété ici quelques expériences identiques à celles qui ont été réalisées au chapitre précédent. Nous les résumerons seulement.

I. — Essais d'implantation d'organes à fonction endocrine.

1° *Expériences : différents essais réalisés.* — Des implantations de 5 ou 6 cerveaux ont été faites, suivant la technique habituelle, dans l'abdomen de larves de la forme *melas* et de la forme *tristis* au début du 7^e stade, c'est-à-dire au stade précédant habituellement le premier retournement des ptérothèques dans cette espèce. Les cerveaux étaient empruntés soit aux formes *melas* et *tristis* elles-mêmes, soit à la forme *deserta*, qui est macroptère.

2° *Résultats.* — Une action sensible des implantats a été constatée sur la durée du stade suivant les implantations, c'est-à-dire du 8^e stade, qui se trouve alors réduit en moyenne à 9,5 jours contre 13 à 14 jours dans les conditions normales. Par contre, l'action sur la croissance des ailes et des élytres tant dans la forme *melas* que dans la forme *tristis* a été nulle. Ceci confirme donc, d'une part, ce que nous avons conclu au chapitre V, à savoir que l'accélération du développement larvaire et le macroptérisme ne sont pas deux phénomènes interférant nécessairement l'un sur l'autre, et, d'autre part, que, dans cette espèce, le brachyptérisme ou le macroptérisme, suivant les formes considérées, sont des manifestations morphogénétiques héréditairement transmissibles.

II. — Croisements inter-raciaux.

L'observation des élevages nous ayant montré, au cours de nombreuses générations successives, que les formes *melas* et *deserta* au moins se maintiennent très stables en lignées pures, il nous a paru intéressant de rechercher comment se transmettent les caractères alaires dans les croisements inter-raciaux, recherches à notre connaissance jamais effectuées à ce jour chez cette espèce.

Trois types de croisement sont possibles entre les trois races ou formes d'*A. deserta*, ce qui, avec les croisements réciproques, porte à six le nombre des expériences réalisables :

1° *deserta* × *melas* :

A. ♀ *deserta* × ♂ *melas* ;

B. ♀ *melas* × ♂ *deserta*.

2° *deserta* × *tristis* :

A. ♀ *deserta* × ♂ *tristis* ;

B. ♀ *tristis* × ♂ *deserta*.

3° *tristis* × *melas* :

A. ♀ *tristis* × ♂ *melas* ;

B. ♀ *melas* × ♂ *tristis*.

Pour chacun de ces croisements, un certain nombre de femelles vierges ont été accouplées isolément chacune avec un mâle. Pour chaque type de croisement, les résultats ayant toujours été identiques pour tous les couples considérés, il ne sera rendu compte ci-dessous, à titre d'exemple, que des résultats concernant un seul couple de chaque catégorie.

1° Croisement *deserta* × *melas* :

A. ♀ *deserta* × ♂ *melas*.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

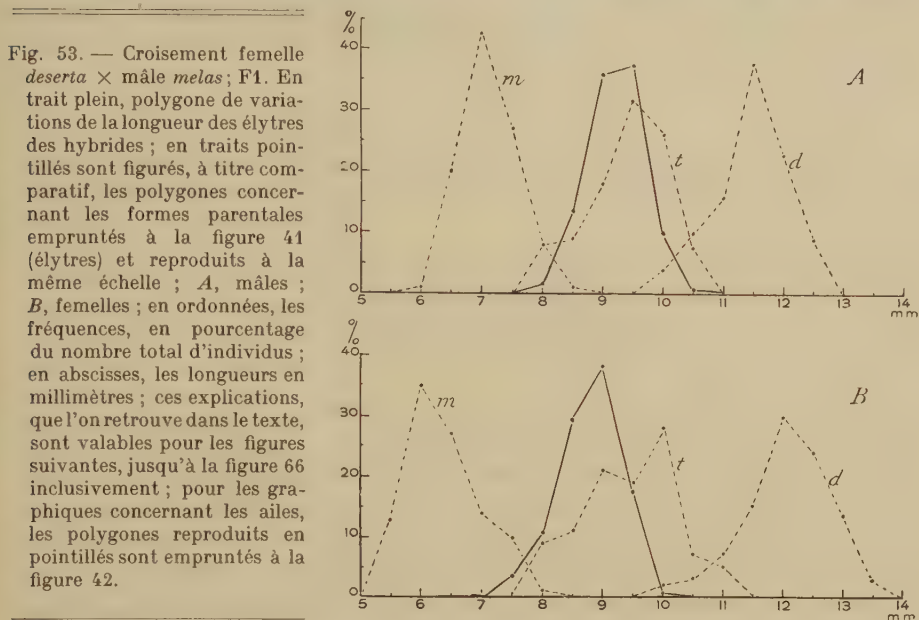
♀ <i>deserta</i> : él., 12,5 mm	ai., 17,25 mm.
♂ <i>melas</i> : él., 7 mm	ai., 3,25 mm.

Génération F1. — Ce croisement a donné une première génération F1 de 310 imagos, dont 150 mâles et 160 femelles, toutes *brachyptères*. Les longueurs des élytres et des ailes sont traduites graphiquement sous forme de polygones de variation, dans les figures 53 A (mâles) et B (femelles) pour les élytres, et figure 54 A (mâles) et B (femelles) pour les ailes.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 9,22 mm ; ai., 4,84 mm ; ♀ : él., 8,78 mm ; ai., 5,81 mm.)

N. B. — Pour ces graphiques et pour tous les suivants jusqu'à la figure 66, les polygones représentatifs des résultats des croisements sont figurés en traits pleins et les fréquences sont indiquées en pourcentage du nombre total d'insectes considérés ; d'autre part, sont figurés à titre comparatif et en traits interrompus les polygones empruntés aux figures 41 et 42 qui concernent les formes parentales. Ces derniers polygones sont reproduits ici avec les mêmes échelles que sur les figures 41 et 42. Ayant été établis

pour 100 individus de chaque sexe, l'échelle des fréquences figurée primitivement en valeur absolue donne en même temps ici le pourcentage. En adoptant une échelle



de fréquence en pourcentage, les deux catégories de polygones sont donc rendues directement comparables.

A la suite de ces premiers résultats, on remarquera immédiatement que les hybrides obtenus sont phénotypiquement identiques, du point de vue

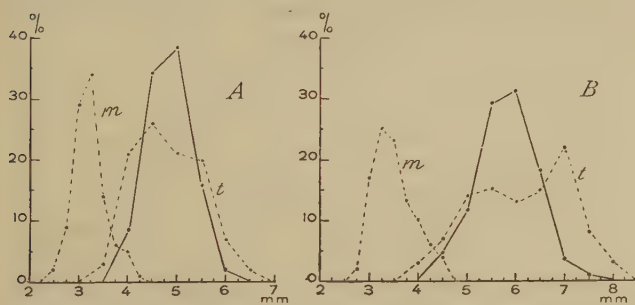


Fig. 54. — Croisement femelle *deserta* × mâle *melas* ; F1 ; ailes ; A, mâles ; B, femelles.

alaire, à la forme *tristis* des auteurs systématiciens (fig. 41 et 42). Aucun de ces Insectes hybrides n'étant macroptère, on a donc une dominance de la forme brachyptère, dominance toutefois incomplète, les hybrides n'étant pas identiques à la forme

parentale *melas* (brachyptère), mais ayant des organes du vol légèrement allongés, ce qui les amène à posséder les caractéristiques alaires de la forme *tristis*. Les polygones de variation des élytres et des ailes des hybrides se trouvent compris (sauf un léger décalage des élytres femelles, fig. 53, B) à l'intérieur des limites de variabilités de la forme *tristis* ; par

ailleurs, les moyennes observées ne sont pas éloignées de celles obtenues pour la forme *tristis* (Cf. tableau XVI). On peut donc admettre, comme le pense GUYÉNOT (1948) à propos de la dominance incomplète, que ces hybrides subissent dans une certaine mesure l'action du gène récessif qui se trouve dans leur formule génotypique.

Génération F2 : Les hybrides de première génération ont été croisés en masse entre eux (1) et ont donné la génération F2 composée de 1 101 imagos; soit 497 mâles, dont 110 macroptères et 387 brachyptères; et 604 femelles, dont 126 macroptères et 478 brachyptères.

(Longueurs moyennes : ♂ macroptères : él., 11,17 mm; ai., 17,18 mm; ♂ brachyptères : él., 8,94 mm; ai., 4,62 mm.
 ♀ macroptères : él., 12,20 mm; ai., 18,91 mm; ♀ brachyptères : él., 7,98 mm; ai., 5,24 mm.)

On notera tout d'abord la disjonction de la forme parentale macroptère dans la proportion globale de 21,43 p. 100 par rapport au nombre total d'Insectes observés. Ce dernier nombre étant déjà assez élevé, il semblerait au premier abord que l'écart entre le pourcentage de macroptères et le pourcentage mendélien théorique de 25 p. 100 est trop grand pour que l'on puisse considérer ce type de disjonction comme étant mendélien. Un fait identique se produira, comme on le verra plus loin également, dans la seconde génération du croisement réciproque du croisement actuel. Cependant, comme, dans les autres cas qui seront examinés, on obtient une disjonction mendélienne typique en ce qui concerne la forme macroptère, il y a tout lieu de penser que l'on a affaire aussi dans les deux cas précités à une disjonction mendélienne, et nous croyons pouvoir expliquer cet écart anormal par le fait biologique suivant qui mérite d'être retenu. On sait que le cannibalisme règne assez souvent dans les élevages de Grillons et qu'il est particulièrement fréquent au moment des mues. Un Insecte immobilisé pendant l'exuviation est souvent dévoré par des congénères actifs qui se trouvent à proximité. Or, dans les deux cas présents, la densité des Insectes dans les cages d'élevage était très élevée, et comme, par ailleurs, les macroptères ont une mue imaginale de durée légèrement plus longue que les brachyptères en raison du développement plus lent de leurs ailes, il en résulte que ces deux faits associés font que les Insectes ont d'autant plus de chances d'être dévorés en mue imaginale que la durée de leur exuviation est plus longue et que le nombre de leurs congénères actifs est plus élevé. C'est donc, à notre avis, à cette élimination préférentielle des individus macroptères qu'il faudrait attribuer l'écart entre une disjonction mendélienne caractéristique et celle que l'on a constatée. Dans tous les autres cas où la densité des populations était bien

(1) Afin de restreindre le volume des pontes, pour ne pas avoir à charge un élevage considérable, toutes les imagos, jeunes ou âgées, ont été croisées entre elles, mais seulement pendant un temps limité.

moindre, une disjonction de type mendélien des macroptères a été observée.

Les Insectes macroptères ainsi réapparus en F2 sont de type *deserta* typique. Les limites de la variabilité de l'ensemble de ces Insectes sont comprises entre les limites de variabilité de la forme parentale *deserta* (comparer avec le tableau XV), et les moyennes sont, comme on peut le constater, très comparables dans les deux cas. Pour ne pas augmenter inutilement le nombre et les dimensions des figures, nous n'avons pas jugé utile de figurer graphiquement les résultats concernant la forme macroptère.

Il reste à étudier le reliquat de la population, c'est-à-dire les 865 brachyptères (387 mâles et 478 femelles). On en trouvera la représentation graphique établie suivant les mêmes principes que pour les figures 53 et 54, dans les figures 55 (élytres) et 56 (ailes).

On constate que la disjonction de la forme parentale *melas* ne se fait pas, du moins dans les proportions auxquelles on aurait pu s'attendre. On

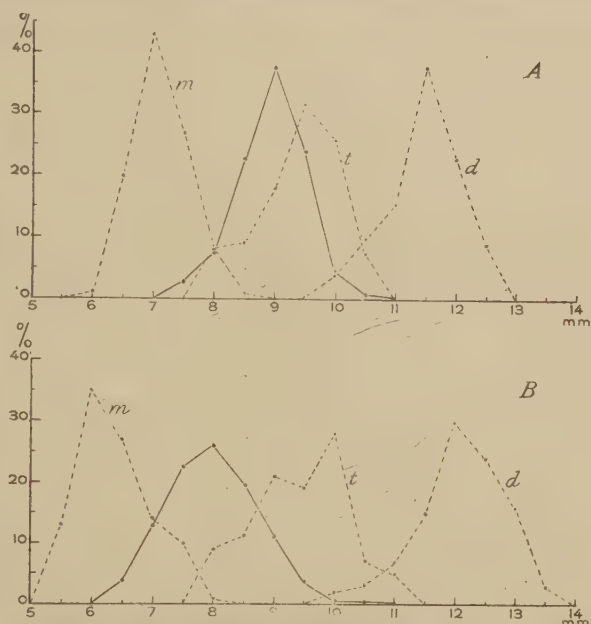


Fig. 55. — Croisement femelle *deserta* × mâle *melas*; F2; élytres (individus brachyptères seulement); A, mâles; B, femelles.

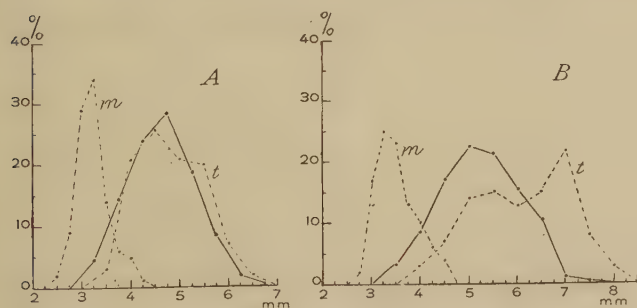


Fig. 56. — Croisement femelle *deserta* × mâle *melas*; F2; ailes (individus brachyptères seulement); A, mâles; B, femelles.

remarque seulement un léger décalage des polygones vers la forme *melas*, avec un léger abaissement des moyennes, sans qu'il soit possible de séparer les individus appartenant à la forme *melas* typique de l'ensemble des hybrides qui se manifeste encore en F2. La dis-

jonction de la forme *melas* pure, si elle s'effectue, est donc en partie masquée, comme si l'action du gène récessif se manifestait encore sur un grand nombre des Insectes de cette forme.

Génération F3. — Une troisième génération a été obtenue par croisement en masse entre eux, et pendant un temps limité comme précédemment, de tous les individus brachyptères, c'est-à-dire des hybrides et des individus *melas*, dans l'impossibilité où

l'on est de les séparer avec certitude. Dans ces conditions, on devrait, dans l'hypothèse d'une disjonction mendélienne, voir réapparaître 1/9 d'individus macroptères par rapport au nombre total, le reste étant constitué par un mélange de *melas* et d'Insectes de type hybride.

Cette troisième génération se décompose comme suit :

428 imagos, soit : 202 mâles, dont 28 macroptères, et 174 brachyptères, et 226 femelles, dont 23 macroptères et 203 brachyptères.

Le nombre global des macroptères des deux sexes, soit 51, représente donc sensiblement 1 macroptère pour 8,5 imagos. Le résultat est

donc très proche ici du nombre mendélien théorique. Ces macroptères appartiennent à la forme *deserta* typique. Comme précédemment, nous ne les avons pas figurés graphiquement. Nous avons, par contre, représenté, figure 57 (élytres) et figure 58 (ailes), les caractéristiques de l'ensemble des brachyptères de F3.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 8,64 mm ; ai., 4,05 mm.

♀ : él., 7,76 mm ; ai., 4,86 mm.)

Ici encore, il est difficile de séparer les individus faisant retour à la forme *melas* de ceux qui conservent l'aspect hybride. On notera, cependant, un nouveau décalage de l'ensemble des polygones de variation de la forme *melas* et un abaissement des moyennes par rapport aux générations précédentes.

B. ♀ *melas* × ♂ *deserta*.

C'est le croisement réciproque du précédent.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

♀ *melas* : él., 6,5 mm

ai., 3,75 mm.

♂ *deserta* : él., 11,5 mm

ai., 17 mm.

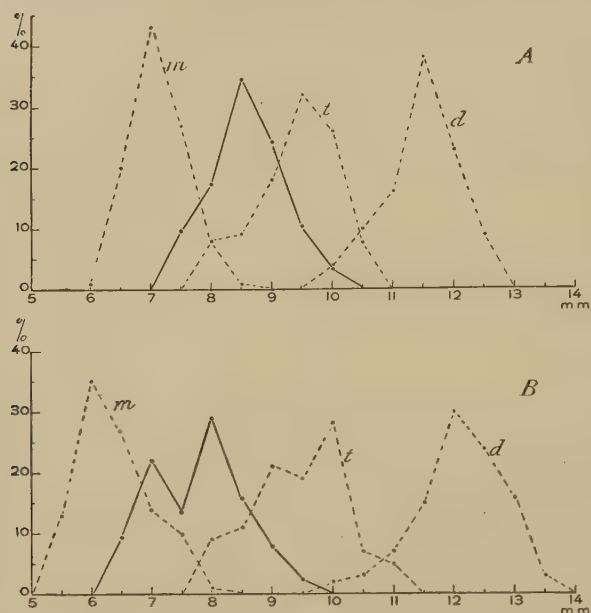


Fig. 57. — Croisement femelle *deserta* × mâle *melas*; F3; élytres (individus brachyptères seulement); A, mâles; B, femelles.

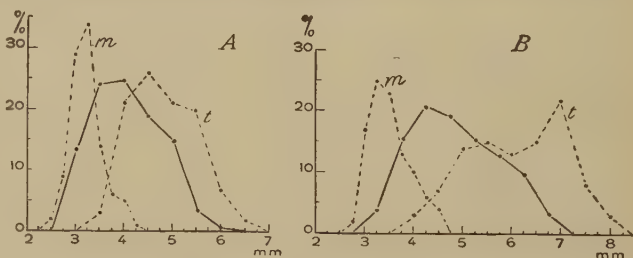


Fig. 58. — Croisement femelle *deserta* × mâle *melas*; F3; ailes (individus brachyptères seulement); A, mâles; B, femelles.

Pour ne pas allonger démesurément ce mémoire, disons immédiatement que les résultats sont identiques à ceux du croisement précédent. Nous les résumons seulement ci-dessous à titre documentaire.

Génération F1. — 321 imagos, dont 165 mâles et 156 femelles, tous brachyptères.

(Longueurs moyennes :

♂ : él., 9,33 mm ; ai., 5 mm.

♀ : él., 8,64 mm ; ai., 5,66 mm.)

Génération F2. — Cette génération, obtenue dans les mêmes conditions que pour le croisement précédent, se compose de 1 022 imagos, soit : 452 mâles, dont 95 macroptères et 357 brachyptères, et 570 femelles, dont 100 macroptères et 470 brachyptères.

La disjonction de la forme macroptère se fait ici dans la proportion de 19,08 p. 100 et vraisemblablement pour les mêmes causes que celles exposées précédemment. Ces macroptères appartiennent, comme l'ont montré les mensurations effectuées, à la forme *deserta* typique. Les caractères alaires du reste de la population, comprenant tous les brachyptères, à propos desquels nous pourrions faire les mêmes remarques que pour la génération F2 du croisement

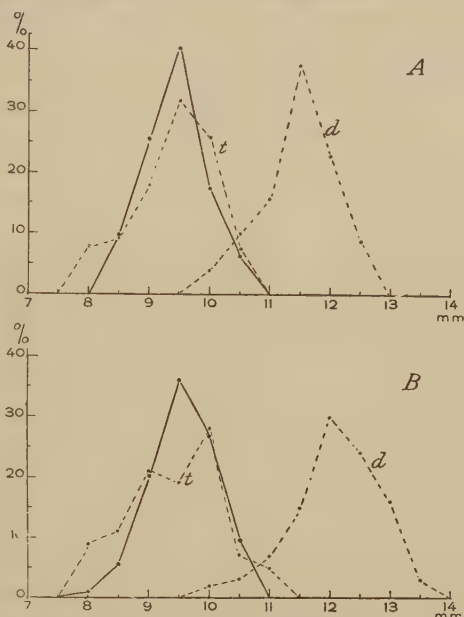


Fig. 59. — Croisement femelle *deserta* × mâle *tristis* ; F1 ; élytres ; A, mâles ; B, femelles.

♀ *deserta* × ♂ *melas*, sont les suivants :

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 9,06 mm ; ai., 4,70 mm.

♀ : él., 8,21 mm ; ai., 5,15 mm.)

L'expérience n'a pas été poursuivie en F3.

2° Croisement *deserta* × *tristis* :

A. ♀ *deserta* × ♂ *tristis*.

Le parent *tristis* ici utilisé appartient à la population que nous avons étudiée au

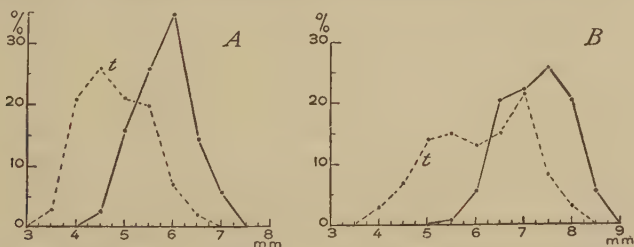


Fig. 60. — Croisement femelle *deserta* × mâle *tristis* ; F1 ; ailes ; A, mâles ; B, femelles.

chapitre IV, tableau XVI, figures 41 et 42, et que nous supposons pour l'instant génétiquement distincte des formes *melas* et *deserta*.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

♀ *deserta* : él., 12,25 mm ai., 18 mm.

♂ *tristis* : él., 9,25 mm ai., 5 mm.

Génération F1 : 229 imagos, dont 120 mâles et 109 femelles, tous brachyptères.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 9,43 mm ; ai., 6,14 mm.

♀ : él., 9,54 mm ; ai., 7,24 mm.)

Les figures 59 (élytres) et 60 (ailes) en fournissent l'illustration sous forme de polygones de variation.

On notera la dominance de la forme *tristis*, dominance pratiquement

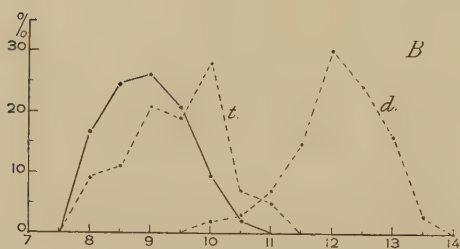
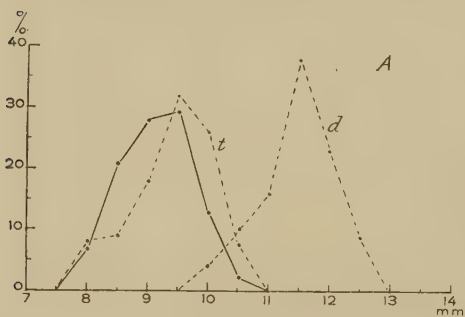


Fig. 61. — Croisement femelle *deserta* × mâle *tristis*; F2; élytres (individus brachyptères seulement) ; A, mâles ; B, femelles.

complète en ce qui concerne les élytres, dont l'amplitude de variation et les moyennes ne s'éloignent pas dans l'un et l'autre sexe de celles de la forme parentale *tristis*, et dominance légèrement incomplète en ce qui concerne les ailes, ce qui se traduit par un petit décalage des polygones vers la forme *deserta* et une augmentation des moyennes. Dans ce dernier cas, comme dans le type précédent de croisement, le gène récessif dont dépend le macroptérisme semble exercer encore une certaine action.

Génération F2. — Après croisement en masse entre eux de ces insectes de première génération, il a été obtenu une seconde génération composée de 938 imagos, soit : 436 mâles, dont 100 macroptères et 336 brachyptères, et 502 femelles, dont 122 macroptères et 380 brachyptères.

On a donc une disjonction de la forme macroptère *deserta* dans la proportion globale de 222 individus par rapport au nombre total de 938 imagos, soit 23,70 p. 100, proportion que l'on peut considérer ici comme mendélienne.

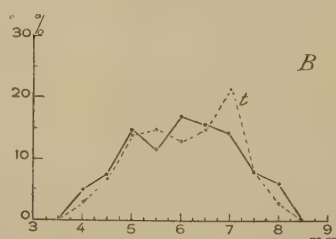
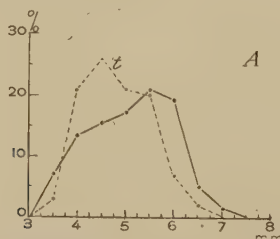


Fig. 62. — Croisement femelle *deserta* × mâle *tristis*; F2; ailes (individus brachyptères seulement) ; A, mâles ; B, femelles.

(Longueurs moyennes : ♂ macroptères : él., 11,01 mm ; ai., 17,28 mm ; ♂ brachyptères : él., 9,13 mm ; ai., 5,08 mm.

♀ macroptères : él., 11,65 mm ; ai., 18,56 mm ; ♀ brachyptères : él., 8,94 mm ; ai., 6,05 mm.)

Comme précédemment, les macroptères, étant de la forme *deserta* typique, n'ont pas été représentés graphiquement. Seules les valeurs concernant les individus brachyptères sont transcrites sur les figures 61 (élytres) et 62 (ailes). On note un retour à la forme *tristis* parentale tant en ce qui concerne les élytres, dont la moyenne se trouve même un peu abaissée, qu'en ce qui concerne les ailes. Chez ces brachyptères, qui comprennent, en principe, un mélange de *tristis* purs et d'hybrides *deserta* × *tristis*, l'action du gène récessif semble s'être atténuée plus rapidement que dans le type précédent de croisement, où la dominance incomplète de la forme brachyptère se manifestait encore en F3.

B. ♀ *tristis* × ♂ *deserta*.

C'est le croisement réciproque du précédent. Ici encore, les résultats de ce croisement sont identiques à ceux que nous venons d'étudier.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

♀ *tristis* : él., 9,5 mm ai., 5,75 mm.
♂ *deserta* : él., 11,75 mm ai., 17 mm.

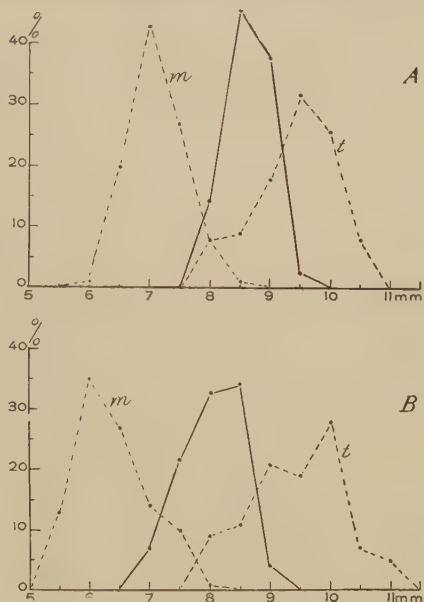


Fig. 63. — Croisement femelle *tristis* × mâle *melas*; F1; élytres; A, mâles; B, femelles.

Génération F1 : 174 imagos, dont 99 mâles et 75 femelles, tous brachyptères.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 9,60 mm; ai., 5,90 mm.

♀ : él., 9,31 mm; ai., 7,14 mm.)

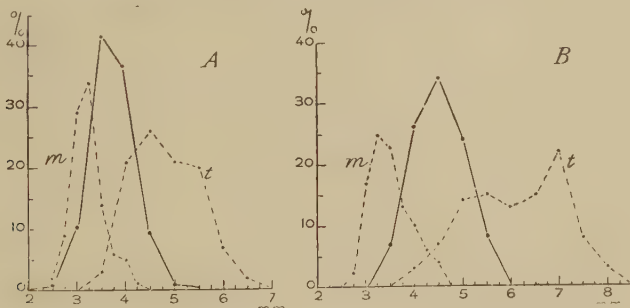


Fig. 64. — Croisement femelle *tristis* × mâle *melas*; F1; ailes; A, mâles; B, femelles.

Génération F2 : 604 imagos, soit : 312 mâles, dont 75 macroptères et 237 brachyptères, et 292 femelles, dont 72 macroptères et 220 brachyptères.

On observe une disjonction de la forme macroptère de type *deserta* pur, dans la proportion globale de 24,33 p. 100, proportion typiquement mendélienne.

(Longueurs alaires moyennes des seuls individus *brachyptères* :

♂ : él., 9,35 mm; ai., 5 mm.

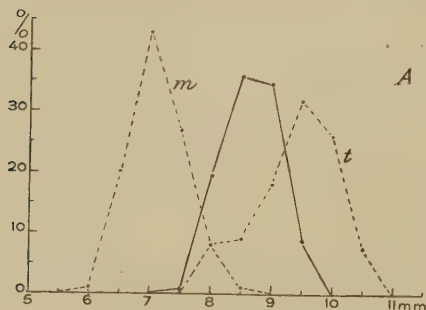
♀ : él., 9,25 mm; ai., 6,41 mm.)

3° Croisement *tristis* × *melas*.A. ♀ *tristis* × ♂ *melas*.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

♀ <i>tristis</i> : él., 9,75 mm	ai., 6,25 mm.
♂ <i>melas</i> : él., 6,50 mm	ai., 3 mm.

Les parents *tristis* proviennent de la même population que ceux qui ont servi dans le croisement de type *deserta* × *tristis*.



Génération F1 : 245 imagos, dont 117 mâles et 128 femelles.

(Longueurs moyennes :

♂ : él., 8,63 mm ; ai., 3,73 mm.
♀ : él., 8,03 mm ; ai., 4,49 mm.)

Comme le montrent les représentations graphiques des figures 63 (élytres) et 64 (ailes), on ne saurait parler de dominance nette de l'un ou l'autre des parents ; les polygones de variation obtenus se trouvent à cheval sur les polygones représentatifs des formes parentales, et les moyennes sont intermédiaires entre celles de ces formes parentales, tant en ce qui concerne les élytres qu'en ce qui concerne les ailes.

Génération F2. — La seconde génération résultant du croisement en masse entre eux des imagos de F1 comprend 798 imagos, dont 357 mâles et 441 femelles. Leurs caractéristiques sont traduites graphiquement dans les figures 65 (élytres) et 66 (ailes).

(Longueurs moyennes :

♂ : él., 8,65 mm ; ai., 3,81 mm.
♀ : él., 8,14 mm ; ai., 4,47 mm.)

Fig. 65. — Croisement femelle *tristis* × mâle *melas*; F2; élytres; A, mâles; B, femelles.

L'examen de ces figures montre en particulier que l'on n'assiste ici à aucune disjonction. L'amplitude de la variation de la population obtenue est sensiblement la même qu'en F1, et les moyennes sont identiques.

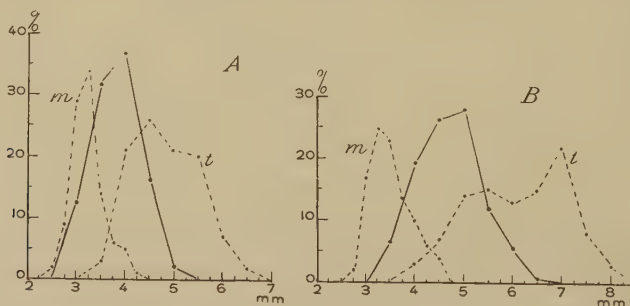


Fig. 66. — Croisement femelle *tristis* × mâle *melas*; F2; ailes; A, mâles; B, femelles.

A première vue, ce phénomène semble difficilement explicable ; nous essayerons cependant de l'interpréter lors de la discussion en fin de chapitre.

B. ♀ *melas* × ♂ *tristis*.

Longueurs élytrales et alaires des parents :

♀ <i>melas</i> : él., 6,25 mm	ai., 3,25 mm
♂ <i>tristis</i> : él., 9,75 mm	ai., 5 mm.

Ce croisement réciproque du précédent a encore donné des résultats identiques à ceux du croisement ♀ *tristis* × ♂ *melas*.

F1 : 269 imagos, dont 142 mâles et 127 femelles.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 8,55 mm ; ai., 3,70 mm.
♀ : él., 8,10 mm ; ai., 4,55 mm.)

F2 : 825 imagos, dont 422 mâles et 403 femelles.

(Longueurs moyennes : ♂ : él., 8,60 mm ; ai., 3,75 mm.
♀ : él., 8,05 mm ; ai., 4,50 mm.)

Ces résultats suscitent les mêmes remarques que précédemment.

III. — Discussion des résultats.

De l'ensemble des résultats précédents il est possible de dégager les remarques suivantes :

1° Les différentes races d'*A. deserta* sont interfécondes et leurs hybrides sont également féconds.

2° La transmission des caractères de l'appareil alaire semble se faire suivant un processus de type mendélien, certains écarts cependant constatés pouvant, à notre avis, s'expliquer comme nous l'avons déjà précisé.

3° Dans les différents types de croisement, les formes brachyptères sont dominantes, sans que cette dominance soit cependant totale.

4° Les croisements réciproques fournissant des résultats identiques montrent que la transmission héréditaire des caractères alaires n'est pas liée au sexe.

Il nous reste à discuter de la validité de la forme *tristis* en tant que forme génétiquement distincte des formes extrêmes *melas* et *deserta*.

Rappelons que nous avons tout d'abord admis provisoirement au chapitre IV l'existence de cette race et que nous en avons étudié les caractéristiques alaires d'après la première génération issue de parents *tristis* préalablement séparés par des croisements appropriés de la forme *deserta* à laquelle ils se trouvaient primitivement mélangés. Nous avons ensuite constaté qu'au fur et à mesure des générations en croisement *in breed* les dimensions des élytres et des ailes se rapprochaient peu à peu de celles de la forme *melas*, les autres dimensions du corps restant cependant identiques. En même temps nous constatons que des faits de cet ordre ne se produisent pas pour les formes *melas* et *deserta* qui, du point de vue de la morphologie générale et de la morphologie alaire en particulier, restaient toujours semblables à elles-mêmes au cours des générations.

Par ailleurs, nous avons obtenu d'emblée dès la première génération des

croisements de type *deserta* $\times$ *melas* des hybrides semblables à la forme *tristis* et nous avons vu, après disjonction de la forme macroptère *deserta*, ces hybrides régresser lentement vers la forme *melas* au cours des générations F2 et F3. Nous avons donc reproduit expérimentalement ce qui s'était produit, en apparence du moins, naturellement, pour la forme *tristis* primitivement isolée. Dans les croisements, tout se passe donc comme si le gène récessif déterminant le caractère macroptère (*deserta*) exerçait une certaine action sur la forme brachyptère (*melas*) en augmentant dans une certaine mesure les dimensions des organes alaires, action qui s'atténue ensuite au cours des générations successives. Ce fait, dont l'interprétation génétique semble, au premier abord, assez délicate, est cependant évident.

Il est donc permis d'émettre dès maintenant l'hypothèse que la forme *tristis* que l'on rencontre dans la nature ne pourrait être en réalité qu'un hybride des formes *deserta* et *melas*, bien qu'il ne soit cependant pas exclu *a priori* qu'il puisse exister deux phénotypes semblables correspondant à deux génotypes différents : une forme hybride et une forme pure naturelle.

En faveur de l'hypothèse du caractère hybride de la forme *tristis* des auteurs, nous apportons encore les observations suivantes :

Dans le croisement *deserta* $\times$ *tristis*, l'action du gène récessif sur l'aile brachyptère est moindre que dans le croisement *deserta* $\times$ *melas* et, dès la génération F2, après disjonction des macroptères de type *deserta*, non seulement le reste de la population revient immédiatement à la forme *tristis*, mais encore les moyennes s'abaissent en général légèrement au-dessous des moyennes de la forme *tristis* parentale, traduisant déjà une régression vers la forme *melas*.

D'autre part, dans le croisement *tristis* $\times$ *melas*, l'absence de disjonction en F2 peut alors très bien s'expliquer si nous n'avons en fait croisé que deux génotypes semblables.

Par ailleurs, le fait qu'en Israël, d'où nos souches *tristis* et *deserta* sont originaires, la forme *melas* semble sinon absente du moins excessivement rare s'expliquerait par les croisements continuels de cette forme avec la forme *deserta* ; le retour au type primitif *melas* serait alors entravé du fait de l'action ininterrompue du gène récessif. Nos croisements *deserta* $\times$ *melas* ont montré combien expérimentalement le retour à la forme *melas* est lent, bien qu'à chaque génération nous ayons éliminé les individus de type *deserta*.

Enfin, si la forme *melas* existe par exemple en France en état d'amixie totale et si la forme *deserta* semble exister seule en Extrême-Orient, malgré les recherches que nous avons pu effectuer en ce sens, il ne semble pas que la forme *tristis* existe isolément quelque part.

Pour terminer, disons encore que le fait d'avoir isolé la forme *tristis* d'un lot mélangé *deserta* et *tristis* d'Israël ne prouve pas que cette dernière forme soit génétiquement distincte, car nous avons très bien pu n'isoler que la forme *melas*, dont les ailes un peu plus longues n'étaient que le résultat de l'action temporaire du gène récessif déterminant le macroptérisme.

En bref, l'ensemble des observations et particulièrement le parallélisme

entre les faits naturels et les faits expérimentaux nous amènent donc à considérer que l'espèce *Acheta deserta* se manifeste sous deux formes stables : la forme *melas* et la forme *deserta*, et que, par ailleurs, il peut exister une troisième forme en apparence distincte, mais qui n'est très vraisemblablement que le résultat de l'hybridation des deux formes extrêmes. Ceci nous amène à penser que, dans le cas d'*Acheta burdigalensis*, des faits analogues pourraient se produire et que l'interaction des formes extrêmes, plus accentuée que dans l'espèce présente, expliquerait la présence de tous les intermédiaires que nous avons constatés entre les individus à ailes très longues et ceux à ailes très courtes ; ceci n'est, pour l'instant, qu'une simple supposition, l'étude de cette dernière espèce devant être, comme nous l'avons dit, reprise ultérieurement.

BILAN DES PRINCIPAUX FAITS ACQUIS

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les conclusions ayant déjà été dégagées à propos de chaque chapitre, nous résumerons simplement ci-dessous les principaux faits nouveaux que nous apportons comme contribution à l'étude de la morphogenèse et du polymorphisme alaires chez les Grillons :

1. L'examen en élevage des différentes espèces étudiées a permis de préciser pour chacune d'elles l'allure du développement et le nombre des stades larvaires.

2. Pour l'étude expérimentale du retournement des ptérothèques, nous avons mis au point une technique de greffes d'ébauches élytrales sur le pronotum, et nous avons ainsi démontré qu'il faut rechercher le mécanisme du retournement uniquement dans une différence de croissance des cellules du tégument entre les deux faces de la base des ébauches élytrales ou alaires.

3. Au cours des recherches précédentes, nous avons mis en évidence différents faits physiologiques relatifs au retournement et avons montré notamment que, pour le premier retournement qui se produit à l'avant-dernier stade larvaire, le greffon adapte son rythme de développement à celui du porte-greffe lorsque l'un et l'autre sont de même espèce, que le greffon soit plus jeune ou plus âgé que son hôte, et qu'au contraire le greffon conserve son type spécifique de développement lorsqu'il est d'espèce différente de celle du porte-greffe. En ce qui concerne le second retournement qui se produit lors de la mue imaginale, le greffon se retourne et prend toujours les caractères imaginaires en même temps que le porte-greffe, qu'il soit de même espèce ou d'espèce différente de ce dernier.

Nous avons ensuite abordé plus spécialement l'étude du polymorphisme alaire ; d'une part, le dimorphisme sexuel, d'autre part, le polymorphisme proprement dit, à savoir les variations dans les dimensions des ailes et des élytres à l'intérieur de chaque espèce, et avons noté les résultats suivants :

4. Après emploi de la méthode d'injection des trachées par le naphtéate de cobalt, nous avons suivi la morphogenèse de la nervation élytrale et la différenciation du dimorphisme sexuel portant sur les élytres au cours des différents stades larvaires. Nous avons ainsi pu préciser l'époque de l'apparition du dimorphisme, montrer que celui-ci n'est pas primitif, et nous avons ainsi rectifié certaines interprétations relatives à la nature des nervures qui entrent dans la constitution de l'appareil sonore des mâles. L'ensemble de cet appareil est formé par la nervure cubitale et ses ramifications. L'« archet » notamment, principal organe de l'appareil sonore, est une branche de la cubitale et non la nervure anale, ainsi qu'il était généralement admis jusqu'à présent.

5. Pour étudier expérimentalement le déterminisme du dimorphisme sexuel des élytres, nous avons élaboré une technique de transplantation inter-sexe d'ébauches élytrales. Nous avons réalisé des échanges d'ébauches parfois à un stade très précoce du développement larvaire (2^e stade). Ces transplantations, soit précoces (avant la différenciation du dimorphisme), soit tardives (après la différenciation), ont montré que les transplantats conservent les caractères propres à leur sexe et que le métabolisme de l'un des sexes n'a, à aucun moment, d'action sur la différenciation morphologique des greffons appartenant à l'autre sexe, qu'il s'agisse de la morphologie de la nervation (cas général) ou plus spécialement de la croissance en longueur des élytres (cas particulier de *Gryllopsis hebraeus*).

6. En ce qui concerne plus particulièrement les variations des dimensions des organes alaires dans l'espèce (polymorphisme proprement dit), un examen des différentes espèces, basé tant sur l'observation que sur les résultats de nombreuses mesures, nous a permis de mettre en lumière les aspects multiples et variés du polymorphisme alaire chez les Grillons. Nous en avons dégagé les principales notions suivantes : chez certaines espèces, le polymorphisme est latent, en quelque sorte non différencié d'une façon nette (*A. domestica*). Chez d'autres, il est habituel, constant, déjà prévisible chez les larves d'après l'étude des ptérothèques, et semble génétiquement déterminé (*A. deserta*, *A. xanthoneuroides*, par exemple). Parfois, enfin, le polymorphisme de l'adulte est imprévisible et n'apparaît que comme un fait occasionnel, comme un accident du développement ; c'est le cas notamment de l'apparition du macroptérisme chez *G. campestris*, où le phénomène n'est pas héréditaire, et, dans une certaine mesure, de *Pteronemobius heydeni*, chez lequel, par contre, certains facteurs génétiques semblent intervenir d'une façon d'ailleurs fort complexe et où le

brachyptérisme est le résultat habituel de la dégénérescence et de l'avortement d'ailes primitivement bien développées à l'intérieur de leurs gaines larvaires. Chez ce dernier Insecte, la réalisation occasionnelle du macroptérisme imaginal s'accompagne, en outre, généralement, de l'avortement plus ou moins complet des gonades.

A la suite de ces observations et dans l'impossibilité d'étudier en détail toutes les espèces, nous avons apporté quelques précisions, d'une part, sur le déterminisme du polymorphisme (ici dimorphisme) alaire d'une espèce à dimorphisme occasionnel (*G. campestris*), et, d'autre part, sur la transmission héréditaire des caractères alaires chez une espèce à polymorphisme constant (*A. deserta*).

En ce qui concerne *G. campestris*, nous apportons les faits et résultats expérimentaux ci-dessous :

7. Les facteurs externes sont sans action sur l'apparition du macroptérisme chez *G. campestris*, espèce habituellement brachyptère.

8. Des expériences de castration sont également restées sans résultat. Dans certaines espèces, le macroptérisme étant corrélatif de l'avortement plus ou moins prononcé des gonades, ces expériences avaient été entreprises dans le but de vérifier si une suppression expérimentale des glandes génitales aurait un effet sur la croissance alaire.

9. L'observation a montré que le macroptérisme de *G. campestris* est corrélatif d'un développement larvaire accéléré, sans diapause au 9^e stade, comme c'est le cas chez les individus brachyptères.

10. Des implantations massives de cerveaux de jeunes larves dans des larves plus âgées de même espèce (*G. campestris*), mais n'ayant pas encore commencé leur diapause, ont montré qu'il est possible d'inhiber ainsi le déclenchement de la diapause, d'accélérer le développement en provoquant une mue anticipée et d'obtenir, dans la plupart des cas, un allongement notable des ailes, allant jusqu'au macroptérisme complet dans les cas les plus favorables.

11. Des expériences semblables, mais faites après le début de la diapause, ont montré que celle-ci est pratiquement impossible à rompre sans préjudices graves pour les Insectes opérés.

12. Des implantations de cerveaux de larves de *G. bimaculatus* sur *G. campestris* ont démontré la non-spécificité d'action du cerveau.

13. Des transplantations interspécifiques d'ébauches d'ailes (*G. bimaculatus* sur *G. campestris* et *vice versa*) permettent de souligner le fait que l'existence simultanée de la diapause et du brachyptérisme ou, inversement, l'absence de diapause et l'existence corrélatrice du macroptérisme

sont deux phénomènes n'interférant pas l'un sur l'autre, mais dépendant plutôt d'un facteur commun chez *G. campestris*.

14. Des faits précédents nous avons déduit que le cerveau est producteur d'un stimulus morphogène, non spécifique, permettant l'obtention de mues anticipées et la croissance des tissus alaires.

15. Nous avons émis la notion du seuil de réceptivité de l'aile au stimulus émanant du cerveau. A intensité d'action égale du cerveau dans les espèces *bimaculatus* (toujours macroptères) et *campestris* (habituellement brachyptères), le seuil de réceptivité chez *campestris* serait plus élevé. L'action massive des cerveaux implantés aurait pour résultat d'abaisser ce seuil et de rendre l'aile plus sensible au facteur morphogène, d'où la réalisation d'individus macroptères.

16. Comparant nos résultats expérimentaux avec les faits naturels observés, nous croyons pouvoir conclure que l'apparition sporadique du macroptérisme chez *G. campestris* doit être attribuée à un fonctionnement morphogénétique anormal du cerveau, produisant un déséquilibre dans les phénomènes de croissance de l'aile.

Pour terminer, l'étude sommaire de la transmission héréditaire des caractères alaires chez *A. deserta* (espèce connue sous les trois formes : *deserta*, macroptère, *melas*, brachyptère, et *tristis*, sensiblement intermédiaire entre les précédentes) a montré que, dans cette espèce :

17. Les différentes races sont interfécondes.

18. Le type de transmission interracial des caractères alaires peut être considéré comme mendélien.

19. Les formes brachyptères sont dominantes, mais d'une façon incomplète.

20. Enfin, la forme *tristis*, décrite par les auteurs comme étant une forme indépendante des deux autres, n'est très probablement qu'un hybride des formes extrêmes *deserta* et *melas*.

En résumé, de l'ensemble des faits exposés dans ce mémoire, et plus spécialement de ceux qui concernent le polymorphisme alaire, on retiendra que ce dernier phénomène se présente chez les Grillons sous des aspects multiples, et dont le déterminisme est varié, soit génétique avec différentes modalités (existence ou absence des formes intermédiaires entre les formes extrêmes), soit résultant d'anomalies du développement, soit se trouvant, dans une certaine mesure, sous l'action de facteurs externes (*A. burdigalensis*, par exemple). Il en résulte qu'une généralisation de nos

résultats à d'autres ordres d'Insectes est très difficile, l'étude du polymorphisme alaire chez les Insectes en général demandant donc à être entreprise d'une façon détaillée pour chaque groupe. Aussi, loin de prétendre avoir voulu résoudre une vaste question, nous espérons néanmoins que nos résultats apporteront un certain nombre d'observations originales et des bases expérimentales nouvelles pour l'étude d'un problème important, puisqu'il confine, par certains de ses aspects, à celui de l'Espèce.

(Laboratoire de Zoologie de l'Institut National Agronomique. Paris).

BIBLIOGRAPHIE

1880. ADOLPH (E.). — Ueber Insektenflügel (*Nov. Act. Acad. Leop. Carol., deutsch. Acad. d. Naturf.*, **41**, p. 213-292).
1938. ANDER (K.). — Ein neue Auffassung über die Tracheisation des Insektenflügels (*Opusc. Ent. Lund*, p. 83-90). — 1939. Vergleichend anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria) (*Opuscula Ent.*, Suppl. II, Lund, VII, 306 pages).
1945. AUBERT (J.). — Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés) (*Rev. Suisse Zool. Genève*, **52**, p. 395-399).
1929. AVEL (M.). — Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **63**, p. 149-318).
1901. AZAM (J.). — Catalogue synonymique et systématique des Orthoptères de France (*Misc. Ent.*, **9**).
1948. BALAZUC (J.). — Expériences de transplantation chez *Tenebrio molitor* L. (*Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, nouvelle série, **25**, p. 269-293).
1919. BECK (H.). — Die Entwicklung des Flügelgeäders bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie*, **41**, p. 377-410).
1909. BERLESE (A.). — *Gli insetti*, **1**, Milan.
1939. BODENSTEIN (D.). — Investigations on the problem of metamorphosis : IV. Developmental relations of interspecific organ transplants in *Drosophila* (*Journ. of Exp. Zool.*, **82**, p. 1-30).
1888. BRAUER et REDTENBACHER. — Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten (*Zool. Anz.*, **11**, p. 443-447).
1923. CARPENTIER (F.). — Musculature et squelette chitineux (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, classe Sci. Collection in-8°, **7**, Fasc. 3, p. 1-56). — 1927. Sur les trachées de la base des pattes et des ailes de la Sauterelle verte (*Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, série B, **47**, p. 63-86).
1940. CASSAB (E.). — Sur une forme brachyptère inédite de *Gryllotalpa africana*, De Beauv. (Orth. Gryllotalpidæ) (*Bull. Soc. Fouad I^{er} Ent. Cairo*, **24**, p. 181-182). — 1941. Le brachyptérisme de la Courtilière (Orthop. Gryllotalpidæ) (*Bull. Soc. Fouad I^{er} Ent. Cairo*, **25**, p. 207-209).
1949. CHAUVIN (R.). — *Physiologie de l'Insecte*, Paris.
1922. CHOPARD (L.). — *Faune de France*, **3**, Orthoptères et Dermaptères, Lechevalier, édit., Paris. — 1935. La nervation de l'élytre chez les Gryllides mâles, et la formation du miroir (*VI^o Congreso internacional de Entomologia*, Madrid, p. 81-85). — 1938. *La biologie des Orthoptères*, Lechevalier, édit., Paris. — 1943. *Faune de l'Empire français : I. Orthoptéroïdes de l'Afrique du Nord*, Larose, édit., Paris. — 1947. *Atlas des Aptérygotes et Orthoptéroïdes de France*, Boubée, édit., Paris. — 1949. *Ordre des Orthoptères* (in *Traité de Zoologie*, par P.-P. GRASSÉ, **9**, p. 617-722, Masson et C^{ie}, édit., Paris). — 1951. *Faune de France*, **56**, Orthoptéroïdes, P. Lechevalier, édit., Paris.
1928. CHOPARD (L.) et BELLECROIX (R.). — Dimorphisme alaire chez les Gryllides (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **62**, p. 157-163).

1942. CLARK (F. J.). — Occurrence of *Chortippus parallelus* Zett., f. *macroptera* (Orth. Acrididae) in Britain (*Ent. Mon. Mag. London*, **78**, p. 161-166).
- 1898-1899. COMSTOCK (J. H.) et NEEDHAM (J. G.). — The wings of Insects (*Amer. Nat.*, **32**, p. 43, 81, 231, 335, 413 ; **33**, p. 118, 573, 845).
1918. COMSTOCK (J. H.). — Nymphs, Naiads and Larvæ (*Ann. Ent. Soc. Am.*, **11**, p. 22-224). — 1918. *The wings of Insects*, Ithaca, New-York. — 1949. *An introduction to Entomology*, 9^e édit., Comstock publishing company, New-York.
1935. COUSIN (G.). — Anomalies de développement chez *Acheta campestris* L. et ses hybrides (*Bull. Soc. Ent. France*, **40**, p. 83-88). — 1937. Élevage et biologie de quelques Gryllides (*Rev. franç. Ent.*, **4**, p. 157-162). — 1938. La néoténie chez *G. campestris* et ses hybrides (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **72**, p. 78-118). — 1940. Sur le dimorphisme sexuel chez *G. campestris* L. et *Gr. bimaculatus* de Geer et leurs hybrides réciproques (*C. R. Acad. Sc.*, **211**, p. 214-216). — 1941. Étude expérimentale et quantitative de l'hérédité interspécifique ; Transmission de la forme et de ses potentialités évolutives ; croisement *Gryllus campestris* L. $\times$ *G. bimaculatus* de Geer (*Mém. Ac. Sc.*, **64**, 213 pages). — 1947 a. Les éléments du déterminisme de l'aile longue chez un *Gryllus campestris* L. de l'Afrique du Nord (*C. R. Acad. Sc.*, **224**, p. 1076-1078). — 1947 b. La variété macroptère de *Gryllus campestris* L. Éléments biométriques de sa détermination (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **72**, nos 4-5, p. 137-143).
1899. CRAMPTON (H. E.). — An experimental study upon Lepidoptera (*Arch. f. Entwick. Mech. d. Org.*, **130**, p. 293-317).
1902. DEWITZ (J.). — Der apterismus bei Insekten, seine künstliche Erzeugung und seine physiologische Erklärung (*Arch. Anat. Physiol.*, p. 61-67). — 1912. L'aptérisme expérimental des Insectes (*C. R. Acad. Sc.*, **154**, p. 386-388).
1897. DOMINIQUE (J.). — Notes orthoptérologiques. I. Sur le développement des ailes dans le genre *Nemobius* (*Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, **VII**, p. 265-269).
1924. EMELJANOFF (N.). — Intersexualität bei *Lymantria dispar* L., unter Einwirkung der Temperatur (*Biol. Zentralbl.*, **44**, p. 108).
1890. FINOT (A.). — *Faune de France, Insectes Orthoptères*, Deyrolle, Paris.
1928. GEIGY (R.). — Castration de mouches par l'exposition de l'œuf aux rayons ultra-violet (*C. R. Soc. Biol.*, **98**, p. 106).
1886. GIARD (A.). — De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leurs hôtes (*C. R. Acad. Sc.*, **103**, p. 84-86). — 1889. Sur la castration parasitaire de *Typhlociba* (*C. R. Acad. Sc.*, **109**, p. 708-710).
1928. GOLSCHMIDT (R.). — La théorie de la détermination du sexe (*Scientia* [traduction française], p. 59-67).
1894. GONIN (J.). — Recherches sur les métamorphoses des Lépidoptères (*Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **31**, p. 89-139).
- 1837 a. GOUREAU (M.). — Essai sur la stridulation des Insectes (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6**, p. 31-75). — 1837 b. Note sur les sons insensibles produits par les Insectes (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6**, p. 407-410).
1947. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — Le polymorphisme social du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives (*C. R. Acad. Sc.*, **224**, p. 219-221).
1944. GRECA (M. LA). — Il Brachitterismo negli Insetti ; analisi morfologica dell'articolazione alare degli Ortoteri (*Boll. della. Soc. dei Natur. Napoli*, **55**, p. 52-57). — 1946. Osservazioni sul brachitterismo degli Ortoteri in rapporto al sesso (*Monit. Zool. Ital.*, **55**, Fasc. 7-12, p. 138-141).
1949. GRISON (P.). — Effets d'implantation de cerveaux chez le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) en diapause (*C. R. Acad. Sc.*, **228**, p. 428-430).
1948. GUYÉNOT (E.). — *L'hérédité*, 4^e édition, Doin, édit., Paris.
1915. HÉBARD (M.). — The american species of the genus *Miogryllus* (*J. N. Y. Ent. Soc.*, **23**, p. 101-121).
1904. HENNIGUY (L.-F.). — *Les Insectes*, Masson et C^{ie}, édit., Paris.
1927. HOULBERT (C.). — *Thysanoures, Dermaptères et Orthoptères de France et de la faune européenne*, **2**, Doin, édit., Paris.

1934. IMMS (A. D.). — *A general textbook of Entomology*, Methuen, London.
1912. KARNY (H.). — Ueber die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren ; ein Beitrag zu Dollo's Irreversibilitätsgesetz (*Zool. Jahrb. Zool.*, **33**, p. 27-40).
1904. KELLOG (V. L.). — Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters (*J. exp. Zool.*, **1**).
1919. KLATT (B.). — Ueber die Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinne (*Zeitsch. für induktive Abstammungs und Vererbungslehre*, **22**, p. 1-50).
1929. KOLLER (G.). — Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren (*Biol. Rev.*, **4**, p. 869-306).
1908. KOPEC (S.). — Experimental Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen (*Bull. Acad. Sc. Cracovie*, p. 893-919). — 1910. Ueber morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen (*Bull. Acad. Sc. Cracovie*, p. 186-198). — 1911. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen (*Arch. f. Entwickl. Mech.*, **33**, p. 1-166). — 1913. Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren (*Zool. Anz.*, **43**, p. 65). — 1922. Physiological self-differentiation of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex (*Journ. Exp. Zool.*, **36**, p. 469-475).
1886. KRAUSS (H.). — Beiträge zur Orthopteren-Kunde (*Verh. der K. K. zool. Ges.*, **36** p. 137-148).
1908. LUTZ (F. E.). — *The variation and correlation of certain taxonomic characters of Gryllus*, Carn. Inst. Washington.
- 1922-1923. MARTINOV (A.-B.). — Sur l'interprétation de la nervation et de la trachéation des ailes des Odonates et des Agnathes (*Rev. russe d'Entomol.*, **18**, p. 145-172).
1932. MAY (R. M.). — *La transplantation animale*, Gauthier-Villars, édit., Paris.
1907. MEISENHEIMER (J.). — Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen (*Zool. Anz.*, **32**, p. 393-400). 1910. Zurovarial Transplantation bei Schmetterlingen (*Zool. Anz.*, **35**, p. 446-450).
1938. NABOURS (R. K.) et QUEEN (N. R. Mc.). — Wing and pronotum length in grouse locusts (*Genetics*, Menasha, **23**, p. 161).
1897. OUDEMANS (J.). — Vlinders mit gecastreerde rupsen, hoe zij er nitzien en hoe zij sich gedragen (*Handel. von Zesde Nederl. Nat. Gen. Congres*).
1886. PANTEL (J.). — Contribution à l'Orthoptérologie de l'Espagne centrale (*Ann. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **15**, p. 284). — 1890. Notes orthoptérologiques (*Ann. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **20**, p. 145). — 1896. Notes orthoptérologiques : IV. Sur quelques particularités de l'armure des pattes et sur l'avortement des ailes dans le genre *Nemobius* (*Ann. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **25**, p. 47-58). — 1917. A propósito de un *Anisolabis* alado. Contribución al estudio de los organos voladores y de los esclerites toracicos en los Dermapteros. Datos para la interpretación del macropterismo exceptional (*Mem. R. Ac. Cienc. y Art. Barcelona*, **14**, p. 1-60).
1948. PANTIN (C. F. A.). — *Notes on microscopical technique for zoologists*, University Press, Cambridge.
1939. PATAY (R.). — Contribution à l'étude d'un Coléoptère (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Évolution des organes au cours du développement (*Thèse, Paris*).
1937. PAUL (H.). — Transplantation und regeneration der Flügel zur Untersuchung ihnen Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus, *Orgia antiqua* L. (*Arch. f. Entw. Mech.*, **136**, p. 64-111).
1948. PAULING (L.). — *General chemistry. An introduction to descriptive chemistry and modern chemical Theory*, W. H. Freeman, édit., San Francisco.
1901. PETRUNKEWITCH (A.) et GUAITA (G. von). — Ueber den Geschlechtlichen dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren (*Zool. Jahrb. Syst.*, **14**, p. 291-310, Pl. 15-18).
1924. POISSON (R.). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **59**, p. 49-305). — 1946. L'aptérisme chez les Insectes (*Rev. Scient.*, **84**, Fasc. 10, p. 605-617).

1947. POISSON (R.) et SELLIER (R.). — Brachyptérisme et actions endocrines chez *Gryllus campestris* L. (Ins. Orthop.) (*C. R. Acad. Sc.*, **224**, p. 1074-1075).
1920. DU PORTE (E. M.). — The muscular system of *Gryllus assimilis* Fabr. (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **8**, p. 16-52, Pl. 1-7).
1950. POSSOMPES (B.). — Rôle du cerveau au cours de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. (*C. R. Acad. Sc.*, **231**, p. 594-596). — 1953. Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. (Thèse Paris, et *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **89**, p. 204-364).
1915. PRELL (H.). — Ueber die Beziehungen zwischen primären und sekundären sexual Charakteren bei Schmetterlingen (*Zool. Jahrb., Abt. f. Allg. Zool. und Physiologie*, **35**, p. 183).
1946. RABAUD (E.) et VERRIER (M.-L.). — Le caractère « aile caudée » chez les Grillons (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **71**, p. 147-151).
1838. RAMBUR. — *Faune entomologique de l'Andalousie*, Orth., p. 29.
1931. RAMME (W.). — Verlust der Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypteren Orthopterenarten (*Biol. Zentralbl.*, **51**, p. 533-540). — 1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien (*Mitt. aus dem Zool. Museum. Akad. Verlag. Berlin*, **27**, p. 1-431).
1910. REGEN (J.). — Kastration und ihre Folgerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. (*Zool. Anz.*, **35**, p. 427-432).
1952. RICHARDS (T. J.). — *Nemobius sylvestris* in S. E. Devon (*The Entomologist*, **85**, p. 83-87, 108-111, 136-141, 161-166).
1870. SAUSSURE (H. DE). — *Recherches pour servir à l'histoire de la faune de l'Amérique centrale et du Mexique*, 6^e partie, Orthoptères, p. 297-317. — 1878. *Mélanges orthoptérologiques*, VI, Gryllides, Georg, édit., Genève.
- 1947 a. SELLIER (R.). [Voir : 1947, POISSON (R.) et]. — 1947 b. Le polymorphisme alaire chez les Orthoptéroïdes (*Bull. Soc. Sc. Bret.*, **22**, p. 95-112). — 1949 a. Diapause larvaire et macroptérisme chez *Gryllus campestris* L. (Ins. Orthopt.) (*C. R. Acad. Sc.*, **228**, p. 2055-2056). — 1949 b. Le macroptérisme expérimental chez le Grillon champêtre (*Act. LXVIII^e Congrès de l'A. F. A. S., Clermont-Ferrand*). — 1950 a. La différenciation sexuelle des élytres chez les Orthoptères Gryllidés (*C. R. Acad. Sc.*, **231**, p. 180-182). — 1950 b. Sur le retournement des ptérothèques chez les Orthoptères Gryllidés (*C. R. Acad. Sc.*, **231**, p. 923-924). — 1951 a. La glande prothoracique des Gryllides (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **88**, Notes et revues, n° 2, p. 61-72). — 1951 b. Description du mâle de *Gryllopsis hebraeus* Sauss. (Orth. Gryllidæ) et remarques biologiques sur cette espèce (*Bull. Soc. Ent. Fr.*, **56**, n° 10, p. 145-147). — 1952. La différenciation de l'appareil sonore élytral des mâles de Gryllides (*C. R. Acad. Sc.*, **234**, n° 16, p. 1639-1641). — 1953. Le polymorphisme alaire chez *Pteronemobius heydeni* Fisch. (Ins. Orth. Gryllidæ) (*C. R. Acad. Sc.*, **236**, p. 1918-1920).
1950. SMART (J.). — The wing-nervation of the American Cockroach, *Periplaneta americana* L. (Ins. Blatt.) (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, p. 501-509).
- 1910-1911. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **54**, p. 577-604 ; **55**, p. 225-240 ; **57**, p. 251-265).
1909. SNODGRASS (R. E.). — The thorax of Insects and the articulation of the wings (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, **36**, p. 511-595, Pl. 40-69). — 1927. Morphology and mechanism of the insect thorax (*Smithsonian Miscellaneous collections*, **80**, n° 1, p. 1-108). — 1929. The thoracic mechanism of a grasshopper and its antecedents (*Smiths. misc. coll.*, **82**, 111 pages). — 1935. *Principles of Insect morphology*, McGrawhill Book Company, N. Y. and London.
1892. SPULER (A.). — Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, p. 597-646).
1919. TILLYARD (H. Y.). — The panorpoïd complex, Part 3, the wing nervation (*Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **44**, p. 533-618, Pl. 31-35).
1951. TOURATIER (G.). — A propos du mode de nutrition du *Nemobius sylvestris* (Boéc.) (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **76**, p. 29-34).
1931. VANDEL (A.). — Étude d'un gynandromorphe de *Pheidole pallidula* (Hym.

- Formicidæ) (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **65**, p. 114-129). — 1933. Un cas d'inversion sexuelle parasitaire produit chez *Odynerus innumerabilis* Sauss. par un Strepsiptère du genre *Pseudoxenos* (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **67**, p. 125-133).
1929. VIGNON (P.). — Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des Insectes (*Arch. du Mus. Hist. Nat.*, Paris, **4**, série 6).
1905. VOSS (F.). — Der Thorax von *Gryllus domesticus* (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, **78**, p. 268-521, 645-759).
1940. WIGGLESWORTH (V. B.). — The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) (*J. Exp. Biol.*, **2**, p. 201-222). — 1950 *a*. *The principles of Insect Physiology*, Methuen and Co, London. — 1950 *b*. A new method for injecting the trachea and tracheoles of Insects (*Quart. Journ. Microsc. Sc.*, **91**, Part **2**, p. 217-224). — 1951 *a*. Source of moulting hormone in *Rhodnius* (*Nature*, **168**) p. 558-559). — 1951 *b*. Metamorphosis in Insects (*Proceed. Roy. Ent. Soc. London*, **15**, p. 78-82). — 1951 *c*. Hormones and the metamorphosis of Insects (*Endeavour*, **10**). — 1952 *a*. The thoracic gland in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and its role in moulting (*J. Exp. Biol.*, **29**, p. 561-570). — 1952 *b*. Hormone balance and control of metamorphosis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) (*Journ. Exp. Biol.*, **29**, p. 620-631).
1946. WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause : the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm *Platysamia cecropia* (*Biol. Bull.*, **90**, p. 234-243). — 1947. Physiology of insect diapause. II, Interaction between the pupal brains and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm *Platysamia cecropia* (*Biol. Bull.*, **93**, p. 89-98). — 1948 *a*. Physiology of insect diapause. III, The prothoracic glands in the *Cecropia* silkworm, with special reference to their significance in embryonic and postembryonic development (*Biol. Bull.*, **94**, p. 60-65). — 1948 *b*. Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of Insects (*Growth Symposium*, **12**, p. 61-74). — 1950. A hormonal-enzymatic mechanism for the control of pupal diapause in the *Cecropia* silkworm (*18 th. Intern. Physiol. Congr., Copenhagen*, 1950). — 1951. Biochemical mechanisms in insect growth and metamorphosis (*Federation proceed.*, **10**, p. 546-552). — 1952 *a*. Physiology of insect diapause. IV, The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the *Cecropia* silkworm (*Biol. Bull.*, **103**, p. 120-138). — 1952 *b*. Morphogenesis and the metamorphosis of insects (*Harvey Lectures*, **47**, p. 126-155).
1946. WOLFF (E.). — Les changements de sexe (*L'Avenir de la Science*, Gallimard, édit., Paris).
1855. YERSIN (A.). — Les mues du grillon champêtre (*Bull. Soc. Vaud. Hist. Nat.*, p. 62-69).

PLANCHE I

- 1 et 2. — Élytres gauches, respectivement d'un mâle brachyptère normal et d'un mâle néoténique de *Pteronemobius heydeni* (même échelle pour les deux élytres).
- 3, 4 et 5. — Respectivement, formes : *deserta*, *tristis* et *melas* d'*Acheta deserta* (mâles).
- 6 et 7. — Forme macroptère et forme brachyptère d'*Acheta xanthoneuroides* (mâles).
8. — *Acheta domestica*, mâle ; toujours macroptère.
9. — *Acheta burdigalensis*, mâle ; forme macroptère.
10. — *Gryllus bimaculatus*, sur le pronotum duquel a été greffée, à un stade jeune, une ébauche d'élytre. Le greffon s'est développé et a subi les deux retournements successifs, comme les ébauches témoins de l'hôte, avant de donner un élytre imaginal normalement disposé et bien constitué.
- 11 et 12. — Femelle et mâle de *Gryllus campestris*, dont les ébauches élytrales gauches ont été échangées au second stade larvaire. Après la mue imaginale, on constate que le porte-greffe n'a exercé aucune action sur le greffon de sexe opposé qui a conservé la morphologie propre à son sexe.
- 13 et 14. — Même expérience que précédemment et mêmes résultats, mais, l'individu mâle (14) étant devenu néoténique, le greffon de type femelle a conservé des dimensions réduites, tandis que le greffon provenant de la larve destinée à devenir néoténique s'est bien développé après transplantation sur l'individu femelle (13), qui a effectué un développement normal.
15. — *Gryllus campestris* mâle, sur lequel a été greffé, à un stade larvaire jeune, une ébauche élytrale gauche de larve femelle. Le greffon, après sa prise, a été sectionné près de sa base et a ensuite régénéré un élytre de type femelle, n'ayant subi aucune action de la part du porte-greffe de sexe opposé.
16. — Après transplantation interspécifique, à un stade larvaire jeune, d'une ébauche d'élytre gauche mâle de *Gryllus bimaculatus* sur une larve de *Gryllus campestris* femelle, le greffon a conservé la morphologie et le type sexuel propres à son espèce et à son sexe ; mais, *G. campestris* effectuant une mue larvaire de plus que *G. bimaculatus*, le greffon a ainsi effectué une mue surnuméraire et a acquis des dimensions anormalement grandes.
- 17 et 18. — Après échange d'ébauches élytrales gauches entre un mâle (17) et une femelle (18) de *Gryllopsis hebraeus* à un stade larvaire jeune, les greffons parvenus au stade imaginal ont conservé non seulement la morphologie, mais aussi le type de croissance propres à leur sexe.



PLANCHE I

PLANCHE II

1. — *Gryllus campestris* femelle ; forme brachyptère normale.
- 2 à 4 et 5 à 12. — Trois imagos mâles et huit imagos femelles macroptères choisies parmi celles obtenues expérimentalement après implantations intra-abdominales, au 8^e stade larvaire, de cerveaux empruntés à des larves plus jeunes.
- 13 et 14. — Échange interspécifique d'ébauches d'ailes. (13) *Gryllus campestris* sur lequel a été greffée, à un stade larvaire jeune, une ébauche d'aile gauche de *Gryllus bimaculatus* qui a acquis des dimensions normales, malgré la présence de diapause chez son hôte. (14) *Gryllus bimaculatus*, sur lequel a été greffée, à un stade larvaire, jeune une ébauche d'aile gauche de *Gryllus campestris* qui a conservé ses dimensions habituelles réduites, malgré l'absence de diapause chez son hôte.



PLANCHE II

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

VIVIPARITÉ CHEZ LES INSECTES

Vu et approuvé :

Paris, le 3 mars 1955,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH.

